

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 59

6

ИЮНЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД

1974

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Е. Г. Бобров, М. М. Голлербах, П. М. Жуковский, О. В. Заленский, Е. М. Лавренко (главный редактор), *Д. В. Лебедев, Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц, Б. Н. Норин* (зам. главного редактора), *В. М. Понятовская, Т. А. Работнов, В. И. Разумов, Л. Е. Родин, И. Д. Романов, А. К. Скворцов, В. Б. Сочава, А. Л. Тахтаджян, Б. А. Тихомиров, А. И. Толмачев, Ан. А. Федоров, Б. А. Юрцев, М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

E. G. Bobrov, An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, E. M. Lavrenko (Editor-in-Chief), *D. V. Lebedev, H. G. Levin* (Secretary), *S. J. Lipschitz, B. N. Norin* (Associate Editor), *V. M. Poniatovskaja, T. A. Rabotnov, V. I. Razumov, L. E. Rodin, I. D. Romanov, A. K. Skvortsov, V. B. Soczava, A. L. Takhtajan, B. A. Tikhomirov, A. I. Tolmatchev, M. S. Yakovlev* (Associate Editor), *B. A. Yurtsev, O. V. Zalensky, P. M. Zhukovsky*.

УДК 531.42 : 58 : 581.526.426 + 581.526.533 (47)

А. Т. Рахманина

ЗАПАСЫ НАДЗЕМНОЙ И ПОДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ В ТИПИЧНЫХ СООБЩЕСТВАХ ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКОЙ ЛЕСОТУНДРЫ

A. T. RAKHMANINA. THE RESERVES OF OVERGROUND
AND UNDERGROUND PHYTOMASS IN TYPICAL COMMUNITIES
OF EAST-EUROPEAN FOREST-TUNDRA

Приводится подробная характеристика надземной и подземной фитомассы, их распределения по разным элементам нанорельефа в четырех разных по составу и экологии растительных сообществах восточноевропейской лесотундры.

Биологическая продуктивность растительного покрова тундр и лесотундры изучена сравнительно слабо (Родин и Базилевич, 1965). В настоящее время уже накоплен некоторый фактический материал по определению запасов надземной и подземной фитомассы (Александрова, 1958, 1962, 1969, 1970; Вихирева-Василькова и др., 1964; Андреев, 1966; Тихомиров, 1966, 1971; Ходачек, 1969; Полозова, Шамурин, 1970; Рахманина, 1971; Игнатенко, 1971; Манакон, 1972; Александрова, Шамурин, 1972; Schamurin и др., 1972; Ignatenko и др., 1972; Виелголаски, 1973; Игнатенко и др., 1973; Поспелова, 1973, и др.).

Нами на лесотундровом стационаре БИН АН СССР (северо-восток Коми АССР, район ст. Сивая Маска Северной жел. дор.) в 1961 г. был учтен запас надземной и подземной фитомассы в четырех сообществах. При учете растительной массы обращалось внимание на распределение ее в зависимости от нанорельефа. В связи с этим нами был использован траншейный метод взятия фитомассы (Шалыт, 1960). В каждом исследуемом сообществе была выкопана траншея длиной до 5—6 м, глубиной до 1 м, с последующей зарисовкой вдоль нее растительного покрова, генетических горизонтов почвы и нанорельефа. По всей траншее через каждые 50—70 см на разных элементах рельефа (западина, бугор, выровненные участки, называемые далее основными поверхностями и др.) срезались надземные части растений. Из-за большой пестроты растительного покрова вследствие частой смены синузий мы могли учитывать растительную массу лишь с площадок размером 20×20 см, реже с площадок 50×50 см.

Сосудистые растения разбирались по видам; отдельно взвешивались их листья и стебли; в большинстве случаев по видам разбирались мхи и лишайники.

Для определения массы подземных частей растений брались образцы с площадок размером также 20×20 см послойно, по генетическим горизонтам, до материнской породы. За границу между надземной и подземной частью фитомассы был принят переход от зеленой (живой) части мхов к побуревшим частям их. Поэтому к надземной фитомассе у нас отнесены сосудистые растения, возвышающиеся над моховой дерниной и находящиеся в ее живой части, зеленая часть мохово-лишайникового покрова и опад сосудистых (Александрова, 1958, Вихирева-Василькова и др., 1964; Александрова, Шамурин, 1972).

При разборке подземной фитомассы использована методика, применяемая Н. Г. Солоневич (1963, 1971). Обсохшие образцы из торфянистых горизонтов в камеральный период предварительно увлажнялись (для облегчения разборки) и разбирались на фракции: 1) подземная масса сосудистых растений стеблевого происхождения — стволы кустарников и кустарничков, корневища кустарничков, корневища и основания побегов травянистых растений; 2) корни — тонкие (0.2—0.4; 0.5—0.9 мм), средние (1—2; 3—5 мм) и крупные (свыше 5 мм); 3) отмершие части мхов и лишайников. Образцы из минеральных слоев почвы отмывались в поле через сито с ячейками диаметром 0.25 мм. Все фракции надземной и подземной массы взвешивались в воздушно-сухом состоянии и приводятся в граммах на 1 м².

Были исследованы следующие сообщества: 1) лишайниково-моховая кустарничковая (воронично-толокнянко-голубичная) пятнистая тундра с *Betula nana*; 2) ерниковая плевроциево-политриховая (с кустарничками) тундра; 3) березовое редколесье политрихово-плевроциево-чернично-вороничное; 4) еловое редколесье плевроциево-сфагново-политриховое воронично-чернично-осоковое с *Betula nana*. В двух последних группировках надземная часть древесного яруса не учитывалась. Полная характеристика растительности, почв и микроклимата изученных сообществ приведена в ряде статей (Норин и др., 1970а, б).

Перейдем к характеристике количества и распределения фитомассы по элементам нанорельефа в разных растительных сообществах.

Лишайниково-моховая кустарничковая пятнистая тундра с *Betula nana*

Большую часть надземной фитомассы каждого элемента нанорельефа образуют сосудистые растения (табл. 1). Более всего сосудистых отмечается у подножий солифлюкционных террас и в западинах, где они составляют 74—90% от веса всей надземной фитомассы. На основной (т. е. ровной) поверхности склона обилие сосудистых невелико (преобладает их опад), а на террасе с полузросшим пятном они полностью отсутствуют.

Из кустарников наибольшую массу составляет *Betula nana*. Из кустарничков преобладают по весу *Arctous alpina*, *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum hermaphroditum*. Обращает на себя внимание обилие опада (отмершие побеги, листья) в большинстве микрогруппировок. Например, в западине опад составляет 47%, а на основной поверхности склона даже 90% от всего запаса надземной фитомассы.

Доля зеленой части мхов и лишайников в пятнистой тундре небольшая (2—8% от общего запаса надземной фитомассы). Лишь у подножия террасы вес мхов составляет 487.0 г, а лишайников — 156.0 г на 1 м², или в сумме 22% от веса надземной массы. Из мхов по массе преобладают *Pleurozium schreberi* и *Polytrichum commune*.

Вес всей надземной массы (сосудистые, мхи и лишайники) сильно изменяется в разных микрогруппировках и на разных элементах нанорельефа. Как видно из табл. 1, наименьшая общая надземная масса отмечена на солифлюкционной террасе с полузросшим пятном — 15.0 г, наибольшая — у подножия солифлюкционной террасы — 2893 г на 1 м².

В подземной фитомассе на всех элементах нанорельефа наибольший вес составляют стволы *Betula nana* и кустарничков, корневища *Vaccinium vitis-idaea* (табл. 2). Менее значителен вес подземных частей травянистых многолетников. Любопытно, что подземные стеблевые части сосудистых превышают их надземную часть в 1.5—5 раз. Масса корней превышает надземную массу сосудистых в западине и в верхней части склона, а также под пятном: на 1 г надземной массы сосудистых приходится от 1.0 до 4.8 г корней (на 1 м² до глубины 50 см).

Распределение общей фитомассы в пределах рассматриваемого сообщества крайне неравномерно (табл. 3, рис. 1); наибольшие запасы растительной массы наблюдаются у подножия солифлюкционных террас — 7448 г, наименьшие — на повышенных частях склона — 1668 г на 1 м². Из рис. 1 также видно, что в составе надземной и подземной фитомассы на

ТАБЛИЦА 1

Наземная флоромасса в лишайниково-моховой кустарничковой (воронично-толокнянко-голубичной) пятнистой тундре с *Betula nana* (г воздушно-сухого веса на 1 м²). 1961 г. Восточно-европейская лесотундра, Коми АССР

Элемент напорельефа	Сосудистые растения				Мхи		Лишайники		Вся надземная флоромасса
	вид	листья	стебли	полюс	вид	всего	вид	всего	
I Основная поверхность склона	<i>Carex globularis</i>	—	—	17	<i>Dicranum elongatum</i> , <i>D. congestum</i> , <i>Ptilidium ciliare</i>	66	<i>Cladonia</i> spp.	5	1339
	<i>Empetrum hermaphroditum</i>	—	—	35					
	Опад Итого	—	—	1246 1268		66		5	
II Подножие солифлюкционной террасы	<i>Betula nana</i>	186	1374	1560	<i>Polytrichum commune</i> <i>Pleurozium schreberi</i>	135	<i>Nephroma arcticum</i> <i>Cladonia elongata</i> <i>C. rangiferina</i>	108	2893
	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	49	8	57				35	
	<i>Empetrum hermaphroditum</i>	21	11	32		352		13	
	<i>Festuca ovina</i>	—	—	5					
	Опад Итого	256	1393	596 2250		487		156	
III Солифлюкционная терраса с полужаршим пятном	Опад	—	—	9	<i>Polytrichum piliferum</i>	6			15
	Итого	—	—	9		6			
IV Западина на основной поверхности	<i>Arctous alpina</i>	55	135	190	<i>Polytrichum piliferum</i> <i>Dicranum elongatum</i> , <i>D. congestum</i>	16	<i>Cladonia pleurota</i> , <i>C. rangiferina</i>	32	564
	<i>Vaccinium uliginosum</i> var. <i>microphyllum</i>	12	15	27		8			
	<i>V. vitis-idaea</i>	17	7	24					
	Опад Итого	— 84	— 157	267 508		24		32	
V Верхняя часть склона	<i>Arctous alpina</i>	35	11	46	<i>Polytrichum piliferum</i>	6	<i>Cladonia</i> spp.	6	248
	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	13	3	16					
	<i>V. uliginosum</i> var. <i>microphyllum</i>	47	76	123					
	<i>Empetrum hermaphroditum</i>	15	21	36					
	Опад Итого	110	111	15 236		6		6	

ТАБЛИЦА 2

Подземная фитомасса в лишайниково-моховой кустарничковой (воронично-голубично-голубиной) пятнистой тундре с *Betula nana* (г воздушно-сухого веса на 1 м²). 1961 г. Восточноевропейская лесотундра, Коми АССР

Элемент нанорельефа	Глубина взятия образца (см) и генетические горизонты	Сосудистые растения							Вся фито-масса сосу-дистых	Огорован-ные части и измельченные органические остатки	Вся подземная фитомасса	
		стебли		корни, диаметр, мм								
		кустарни-ки и кус-тарнички	травы	всего	0.2—0.9	1—2		3—5				всего
I												
Основная поверхность скло-на	0—2 A ₀ A ₁ +A ₁ A ₂	87	3	90	0.5	60	26	86.5	176.5	677	853.5	
	2—19 BC	—	—	—	50	15	—	65	65	—	65	
	19—34 BC	—	—	—	1	8	—	9	9	—	9	
	34—49 BC	—	—	—	1	4	—	5	5	—	5	
	Всего	—	—	90	52.5	87	26	165.5	255.5	677	932.5	
II												
Подножие солифлюкцион-ной террасы „J“	0—3 A _τ	43	8	51	33	—	—	33	84	943	1027	
	3—6 A _τ	739	6	745	—	20	—	20	765	1330	2095	
	6—10 A ₁ A ₂ g	1256	—	1256	21	3	118	142	1398	—	1398	
	10—16 B	—	—	—	40	1	—	11	11	—	11	
	16—27 B	—	—	—	16	2	—	18	18	—	18	
	27—42 BC	—	—	—	5	1	—	6	6	—	6	
	Всего	2038	14	2052	85	27	118	230	2282	2273	4555	
III												
Солифлюкционная терраса с полузаросшим пятном	0—5	42	12	54	114	16	—	130	184	588	772	
	5—20	—	—	—	161	69	—	230	230	—	230	
	20—35	—	—	—	63	—	—	63	63	—	63	
	35—50	—	—	—	8	5	—	13	13	—	13	
	Всего	42	12	54	346	90	—	436	490	588	1078	
IV												
Западина на основной по-верхности склона	0—2 A ₀ A ₁	330	38	368	328	4	—	4	372	677	1049	
	2—6 A ₁ A ₂	579	10	589	74	67	26	421	1040	—	1010	
	6—25 B	27	1.5	28.5	8	3	—	77	105.5	—	105.5	
	25—35 BC	—	—	—	5	2	—	10	10	—	10	
	35—50 BCg	—	—	—	5	1	—	6	6	—	6	
	Всего	936	49.5	985.5	415	77	26	518	1503.5	677	2180.5	
V												
Верхняя часть склона	0—2 A ₀ A ₁	346	7	353	3	6	6	15	368	96	464	
	2—5 A ₁ A ₂	172	2	174	77	30	72	179	353	—	353	
	5—20 B	—	—	—	70	6	—	76	76	—	76	
	20—35 BC	—	—	—	13	5	—	18	18	—	18	
	35—50 BC	—	—	—	2	5	—	7	7	—	7	
	Всего	518	9	527	165	52	78	295	822	96	918	

ТАБЛИЦА 3

Запасы фитомассы в некоторых растительных сообществах (г воздушно-сухого веса на 1 м²). 1961 г.
Восточноевропейская лесотундра, Коми АССР

Элемент нанорельефа	Надземная фитомасса			Подземная фитомасса				Общая фитомасса сосудистых	Общая фитомасса мхов и лишайников	Общая фитомасса
	сосудистые	мхи и лишайники	всего	стебли	корни	оторфованные	всего			
						части и измельченные органические остатки				
Лишайниково-моховая (воронично-толокнянко-голубичная) пятнистая тундра с <i>Betula nana</i>										
Основная поверхность склона	1268	71	1339	90	165.5	677	932.5	1523.5	748	2271.5
Подножие солифлюкционной террасы	2250	643	2893	2052	230	2273	4555	4532	2916	7448
Солифлюкционная терраса с полузаросшим пятном	9	6	15	54	436	588	1078	499	594	1093
Западина на основной поверхности	508	56	564	985.5	518	677	2180.5	2011.5	733	2744.5
Верхняя часть склона	236	12	248	527	295	96	918	1058	408	1166
Ерниковая плевроциново-политриховая с кустарничками тундра										
Межбугорковое понижение	22.5	350	372.5	12	82.5	1618	1712.5	117	1968	2085
Высокий бугорок	1308	1317	2625	2766	2969	17244	22979	7043	18561	25604
Основная поверхность	354	1265	1619	2071	175	3092	5338	2600	4357	6957
Основная поверхность	289	1154	1443	758	510	2045	6313	1557	6199	7756
Политриково-плевроциново-чернично-вороничное березовое редколесье										
Межбугорковое понижение	2961.2	62	3023.2	1140	376	564	2080	4477.2	626	5103.2
Бугорок	538	604	1142	1794	499	458	2751	2831	1062	3893
Основная поверхность	584	46	630	1886	247	757	2890	2717	803	3520
Межбугорковое понижение	634	393	1027	858	606	680	2144	2098	1073	3171
Плевроциново-сфагново-политриховое воронично-чернично-осоковое еловое редколесье										
Глубокое межбугорковое понижение	96	241	337	10	119	997	1126	225	1238	1463
Основная поверхность	496	989	1485	2019	382	7459	9860	2897	8448	11345
Мелкое понижение	118	1287	1405	268	484	2733	3485	870	4020	4890
Основная поверхность	891	1052	1943	2301	816	3647	6764	4008	4699	8707
Основная поверхность	452	800	1252	1043	577	6954	8574	2072	7754	9826

всех элементах нанорельефа масса сосудистых растений преобладает над массой мхов, лишайников и их оторфованных частей.

Обращает на себя внимание приуроченность подземной фитомассы на всех элементах нанорельефа к небольшим глубинам почвенного профиля. Оторфованные части растений распределены неравномерно и создают слой

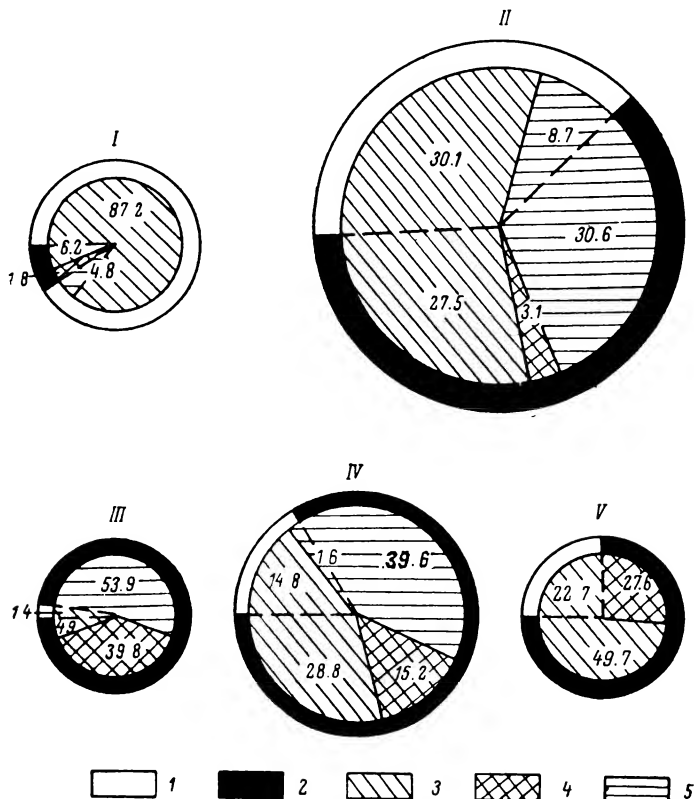


Рис. 1. Состав и соотношение надземной и подземной фитомассы в лишайниково-моховой кустарничковой (воронично-толокнянко-голубичной) пятнистой тундре с *Betula nana*. 1961 г. Восточноевропейская лесотундра, Коми АССР (в процентах от общего запаса всей фитомассы каждого микроучастка).

I — основная поверхность склона; II — подножие солифлюкционной террасы; III — солифлюкционная терраса с ползаросшим пятном; IV — западина на основной поверхности склона; V — верхняя часть склона. 1 — надземная часть фитомассы; 2 — подземная часть фитомассы; 3 — надземная масса сосудистых растений с их подземной частью стеблевого происхождения; 4 — корни; 5 — мхи, лишайники и торфянистые остатки растений. Площадь кругов соответствует общему запасу фитомассы данного местообитания. Пунктирная линия разделяет надземную и подземную фитомассу. Цифры означают процент от воздушно-сухого веса.

не более 3 см. Основная масса корней располагается на глубине до 2—6 см от принятой нами поверхности почвы. Наиболее насыщенным корнями является перегнойно-аккумулятивно-подзолистый горизонт A_1A_2 (от 24.0—42.0 г до 105.0 г в слое 1 см/1 м²). Насыщенность корнями других горизонтов по всем элементам нанорельефа столь ничтожна (0.4—1.5 г в слое 1 см/1 м²), что практически можно считать, что корней в них нет.

Ерниковая плевроциево-политриховая (с кустарничками) тундра

Здесь в отличие от лишайниково-моховой кустарничковой пятнистой тундры наблюдается на всех элементах нанорельефа превышение надземной массы мхов над надземной массой сосудистых растений. Как видно

ТАБЛИЦА 5

Подземная фитомасса в ерниковой плевроциново-политриховой (с кустарничками) тундре (г воздушно-сухого веса на 1 м²). 1961 г. Восточноевропейская лесотундра, Коми АССР

Элемент нанорельефа	Глубина взятия образца (см) и гене- тические горизонты	Сосудистые растения										Вся масса сосуди- стых растений	Оторфован- ные части и измельченные органические остатки	Вся подземная фитомасса
		стебли			корни, диаметр в мм									
		кустарни- ки и куст- тарнички	травы	всего	0.2—0.4	0.5—0.9	1—2	3—5	>5	всего				
I Межбугорковое пониже- ние	0—15 A+Bgh 15—30 Bg 30—50 Bg Всего	12 — — —	— — — —	12 — — 12	42 0.5 3 45.5	6 — — 6	20 8 3 31	— — — —	— — — —	68 8.5 6 82.5	80 8.5 6 94.5	1618 — — 1618	1698 8.5 6 1712.5	
II Высокий бугорок	0—11 A _r 11—26 A ₁ A ₂ g 26—41 G 41—55 G 55—75 Bg Всего	1850 838 — — — 2688	78 — — — — 78	1928 838 — — — 2766	— — 513 23 6 542	57 38 — — — 95	368 341 234 128 60 1131	370 381 15 — — 766	435 — — — — 435	1230 760 762 151 66 2969	3158 1598 762 151 66 5735	1910 15334 — — — 17244	5068 16932 762 151 66 22979	
III Основная поверхность	0—10 A _r 10—15 A ₁ A ₂ g 15—20 Bgh 20—30 Bgh 30—45 Bg 45—65 Bg Всего	1593 344 38 — — — 1975	82 11 4 — — — 97	1674 355 42 — — — 2071	— — 9 26 7 2 44	23 18 3 2 2 — 48	3 20 10 23 21 8 85	— — — — — — —	— — — — — — —	25 38 22 50 30 10 175	1699 393 64 50 30 10 2246	2282 810 — — — — 3092	3981 1203 64 50 30 10 5338	
IV Основная поверхность	0—10 A _{r1} 10—25 A ₁ A ₂ +Bgh 25—40 Bgh 40—60 Bg Всего	578 150 — — 728	10 20 — — 30	588 170 — — 758	— 258 10 3 271	22 62 — — 84	— 73 45 38 156	— — — — —	— — — — —	22 393 55 41 510	610 563 55 41 1268	4167 878 — — 5045	4777 1441 55 41 6313	

из табл. 4, зеленые части мхов (в основном *Polytrichum commune*) составляют от 50 до 93 % от веса всей надземной фитомассы. Бесовое преобладание мхов над сосудистыми особенно заметно в межбугорковом понижении, где масса мхов превышает массу сосудистых в 15 раз. Масса сосудистых в разных микрогруппировках изменяется гораздо сильнее, чем масса мхов. Сосудистые растения в понижении составляют 7 %, на основной поверхности — 20 %, а на высоком бугорке — 50 % от общего веса надземной фитомассы (сосудистые, мхи и лишайники). На бугорке масса сосудистых

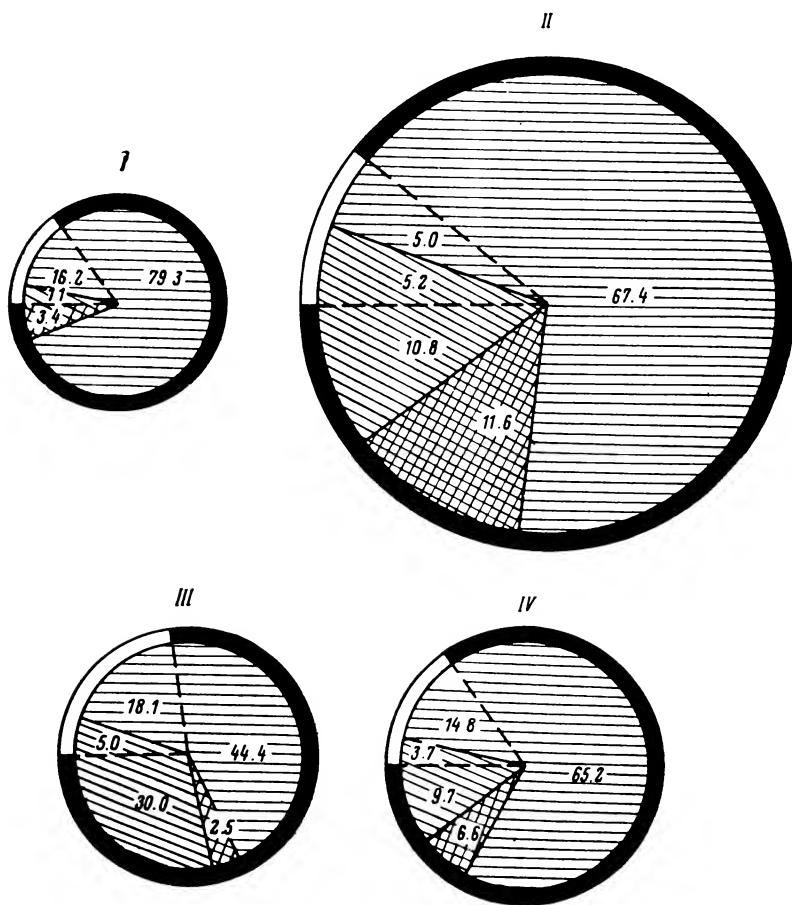


Рис. 2. Состав и соотношение надземной и подземной фитомассы в ерниковой плевровцево-политриховой (с кустарничками) тундре.

I — межбугорковое понижение; II — высокий бугорок; III и IV — основная поверхность. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

в 6 раз больше, чем на выровненных участках. Основную массу сосудистых образует здесь *Betula nana* (62—96 %), незначительно представлены кустарнички (до 5 %), доля травянистых многолетников — до 38 % от общего веса надземной фитомассы. Следует отметить у кустарников и кустарничков значительное преобладание (по весу) стеблей над листьями (в 17—18 раз).

Таким образом, в ерниковой тундре запас надземной фитомассы (сосудистые, мхи и лишайники) наиболее велик на повышениях, наименее — в понижениях. На бугорке ее образуют в равных соотношениях мхи и сосудистые, в понижениях и на основных поверхностях — мхи и лишайники.

Распределение подземной фитомассы по элементам нанорельефа очень неравномерное (табл. 5). Особенно это относится к сосудистым растениям.

Основная часть подземной фитомассы расположена неглубоко. Подземные стебли сосудистых расположены до глубины 15—26 см (в основном в торфянистом горизонте, частично в горизонте A_1A_2). Глубина проникновения большей части корней до 15—41 см. В понижении корней почти нет с глубины 15 см, на основной поверхности — с 30—40 см, лишь на высоком бугорке корни заходят в верхнюю часть глеевого горизонта, проникая до глубины 55 см. Основная масса корней находится в торфянистом горизонте (на повышении до 111.8 г в слое толщиной в 1 см на 1 м²). Количество корней значительно сокращается в перегнойно-подзолистом горизонте (до 50.0 г в слое 1 см/1 м²). В глеевом горизонте обнаруживаются лишь единичные корни *Carex globularis* (до 10.0 г в слое 1 см/1 м²).

При расчете отношения корней к надземной массе сосудистых растений¹ оказалось, что на 1 г надземных частей приходится в понижении и на выровненном участке 0.4—0.5 г корней; на повышенных местах и высоком бугорке — 23 г. Насыщенность корнями верхних слоев субстрата по микроучасткам неравномерная и в общем ничтожная, на повышении она составляет 0.1% от объема субстрата; на других участках еще меньше — 0.02%. Объем и длина корней незначительны: на высоком бугорке на 1 см³ субстрата приходится 0.3 г, или 0.05 мм корней; на других микроучастках до 0.05 г, или 0.04 мм.

При выявлении соотношения подземной и надземной части фитомассы оказалось, что на повышениях и выровненных участках подземная фитомасса в 3—8 раз превышает надземную. Интересно, что по весу вся подземная часть сосудистых растений (стебли, корни) превышает надземную часть их в 4—6 раз.

Переходя к особенностям состава и распределения всей фитомассы (надземной и подземной) в этой тундре прежде всего следует отметить преобладание мхов над сосудистыми (табл. 3, рис. 2). Мхи составляют 61—94% от общей фитомассы. Обращает на себя внимание неравномерное распределение общей фитомассы по разным элементам нанорельефа: вес фитомассы понижения и бугорка различается в 5 раз (рис. 2).

Березовое редколесье политрихово-плевроциевое чернично-вороничное

Особенностью березового редколесья является преобладание надземной массы сосудистых над массой мхов и лишайников (табл. 6). На некоторых элементах нанорельефа (в межбугорковых понижениях и на основной поверхности) надземная масса состоит в основном (до 97.7%) из сильно разложившихся листьев *Betula pubescens* и *B. tortuosa*.

На разных элементах нанорельефа запасы кустарничков и трав сильно различаются: от 50—60 г на 1 м², или 5.0% от веса надземной фитомассы (в межбугорковом понижении и основной поверхности), до 374 г на 1 м², или 34.3% от веса надземной фитомассы (на бугорке и межбугорковом понижении). Из кустарничков по весу более всего *Vaccinium myrtillus* — 186 г, затем *Empetrum hermaphroditum* — 180 г; вес *Carex globularis* равен 83 г на 1 м². Из мхов значительную массу образуют *Pleurozium schreberi* — 525 г и *Polytrichum commune* — 261 г, вес зеленых частей мхов из рода *Dicranum* равен 67 г на 1 м². Общий вес надземной фитомассы сосудистых, мхов и лишайников по элементам нанорельефа колеблется от 630 г (бугорок) до 3023 г (понижение).

Распределение запасов подземной фитомассы по разным элементам нанорельефа (табл. 7) равномерное: от 2080 до 2890 г на 1 м², этим березовое редколесье отличается от всех других изученных сообществ. На всех элементах нанорельефа в подземной фитомассе преобладают сосудистые растения — от 1464 до 2253 г на 1 м², что составляет 68.5—80.5% от общего веса подземной фитомассы. Основная масса корней в понижениях

¹ Расчеты сделаны по М. С. Шалыту (1960).

ТАБЛИЦА 6

Наземная фитомасса в политрихово-плевроциновом чернично-вороничном березовом редколесье без надземных частей древесного яруса (г воздушно-сухого веса на 1 м²). 1961 г. Восточноевропейская лесотундра, Коми АССР

Элемент нанорельефа	Сосудистые растения				Мхи		Лишайники		Вся надземная фитомасса
	вид	листья	стебли	всего	вид	всего	вид	всего	
I Межбугорковое понижение	<i>Empetrum hermaphroditum</i>	28	3	31	<i>Polytrichum commune</i>	62	—	—	3023,2
	<i>Vaccinium myrtillus</i>	8	23	31					
	<i>Carex globularis</i>	—	0,2	0,2					
	Опад Итого	36	26	2891 2961,2					
II Бугорок	<i>Vaccinium myrtillus</i>	20	166	186	<i>Pleurozium schreberi</i> <i>Polytrichum commune</i> <i>Dicranum congestum</i>	525 57 22 604	—	—	1142
	<i>V. vitis-idaea</i>	2	31	33					
	<i>Empetrum hermaphroditum</i>	12	60	72					
	<i>Carex globularis</i>	10	73	83 164 538					
III Основная поверхность	<i>Empetrum hermaphroditum</i>	19	25	44	<i>Pleurozium schreberi</i> , <i>Dicranum congestum</i> 				

ТАБЛИЦА 7

Подземная фитомасса в полнотрихово-плеврощеном чернично-вороничноберезовом редколесье (г воздушно-сухого веса на 1 м²). 1961 г. Восточноевропейская лесотундра, Коми АССР

Элемент нанорельефа	Глубина взятия образца, (см) и гене- тические горизонты	Сосудистые растения							Оторгаван- ные части и измельченные органические остатки	Вся фитомасса сосудистых растений	Вся полезная фитомасса			
		стебли		корни, диаметр в мм										
		кустарники и кустарнички	травы	всего	0.2—0.9	1—2						3—5	>5	всего
						3—5	>5	всего						
I Межбугорковое пони- ние	0—4 A ₁	1140	—	1140	43	4	—	—	—	47	1751			
	4—8 A ₁ A ₂ g+Bgh	—	—	—	6	13	—	—	—	19	19			
	8—18 Bg	—	—	—	47	17	—	—	—	64	64			
	18—38 BC	—	—	—	117	50	—	—	—	167	167			
	38—58 BC	—	—	—	60	19	—	—	—	79	79			
	Всего	1140	—	1140	273	103	—	—	—	376	2080			
II Бугорок	0—14 A ₁	1640	45	1685	—	65	33	—	—	98	2241			
	14—20 A ₁ A ₂ g	109	—	109	25	97	23	83	—	228	337			
	20—30 Bg	—	—	—	8	58	6	—	—	72	72			
	30—45 Bg	—	—	—	7	26	—	—	—	33	33			
	45—65 BC	—	—	—	20	24	—	—	—	44	44			
	65—85 BC	—	—	—	3	21	—	—	—	24	24			
Всего	1749	45	1794	63	291	62	83	—	499	2751				
III Основная поверхность	0—3 A ₁	1460	19	1479	—	24	27	—	—	51	2287			
	3—11 A ₁ A ₂ g	390	—	390	—	66	13	—	—	79	469			
	11—21 BG	17	—	17	—	36	8	21	—	65	82			
	21—36 BG	—	—	—	—	2	10	2	—	14	14			
	36—51 BG	—	—	—	—	10	10	2	—	22	22			
	51—71 BC	—	—	—	—	3	9	4	—	16	16			
Всего	1867	19	1886	—	141	77	29	—	247	2890				
IV Межбугорковое пони- ние	0—5 A ₁	788	25	813	—	76	19	—	—	95	1588			
	5—7 A ₁ A ₂ g	45	—	45	—	30	98	238	—	366	411			
	7—17 Bgh	—	—	—	—	25	25	57	—	107	107			
	17—27 Bg	—	—	—	—	3	21	3	—	27	27			
	27—47 BC	—	—	—	—	5	6	—	—	11	11			
	Всего	833	25	858	—	139	169	298	—	606	2144			

сосредоточена до глубины 5—10 см, на бугорке и выровненном участке — до 20 см. Единичные корни злаков и осок проникают до глубины 100 см.

Насыщенность корнями почвенного профиля березового редколесья неодинакова. На трех микроучастках (I, III, IV) — в обоих понижениях и основной поверхности их не более 57.0 г в слое 1 см/1м², на бугорке вес корней достигает в слое 1 см/1м² 216.0 г. Наиболее насыщена корнями

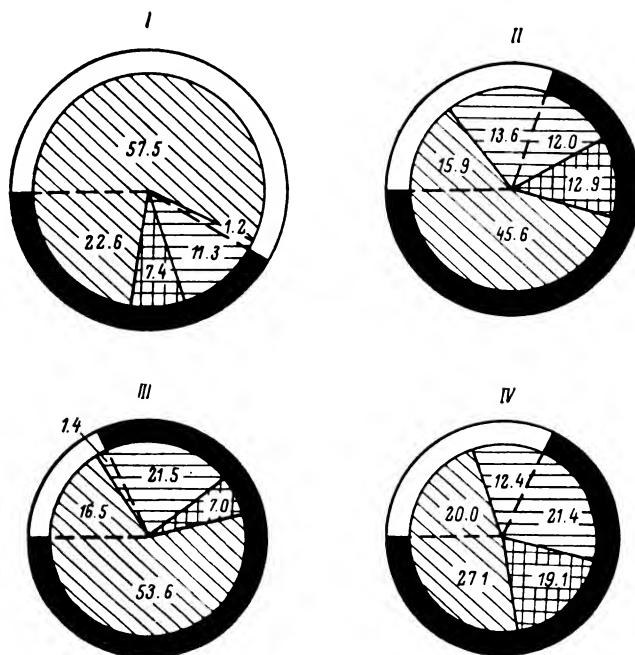


Рис. 3. Состав и соотношение надземной и подземной фитомассы в березовом редколесье политрихово-плевровцевом чернично-вороничном.

I и IV — межбугорковые понижения; II — бугорок; III — основная поверхность. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

нижняя часть горизонта, переходного от торфянистого к глеевому. Интересно, что в понижениях вес корней с глубиной уменьшается равномерно, на бугорке же с глубины 20 см — резко. Вес оторфованных частей мхов вместе с измельченными (органическими) остатками других растений мало различается по разным элементам нанорельефа, их не более 757 г на 1 м². Общий запас надземной и подземной фитомассы (табл. 3, рис. 3) также очень мало изменяется на разных микроучастках (от 3171 до 5103 г на 1 м²). Большую часть всей фитомассы березового редколесья составляют разные части сосудистых растений.

Еловое редколесье сфагново-политриховое чернично-осоковое

Вес надземной фитомассы на отдельных микроучастках елового редколесья (не считая глубокого межбугоркового понижения) различается не очень сильно — от 1252 до 1943 г на 1 м² (табл. 8). В надземной массе всех пяти изученных микроучастков преобладают мхи (54—90%). Среди мхов по весу преобладают *Polytrichum strictum* — до 965 г, *Pleurozium schreberi* — до 685 г и *Sphagnum russowii* — 629 г на 1 м². Значительную массу образуют печеночные мхи — 240 г на 1 м². Вес сосудистых на разных микроучастках колеблется сильно. В понижениях их вес составляет 96.0 г на 1 м², или 10% надземной массы, а на основной поверхности от 452 до 891 г на 1 м², или 34—46% веса надземной фитомассы. Из сосудистых рас-

ТАБЛИЦА 8

Наземная фитомасса в плероциево-сфагново-политриховом воронично-чернично-осоковом еловом редколесье без надземных частей древесного яруса (г воздушно-сухого веса на 1 м²). 1961 г. Восточноевропейская лесотундра, Коми АССР

Элемент накорельефа	Сосудистые растения				Мхи		Лишайники		Вся надземная фитомасса
	вид	листья	стебли	всего	вид	всего	вид	всего	
I Глубокое межбуторковое понижение	<i>Vaccinium myrtillus</i> Опад Итого	—	—	8 88 96	<i>Hepaticae</i>	240 240	<i>Cladonia elongata</i>	1 1	337
II Основная поверхность	<i>Betula nana</i> <i>Vaccinium myrtillus</i> <i>Empetrum hermaphroditum</i> <i>Carex globularis</i> Опад Итого	88	246	344 42 75 14 21 496	<i>Pleurozium schreberi</i> <i>Polytrichum strictum</i> <i>P. commune</i>	685 240 56 981	<i>Cladonia elongata</i>	8	1485
III Мелкое понижение	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>V. uliginosum</i> , <i>Empetrum hermaphroditum</i> , <i>Carex globularis</i> Опад Итого			91 27 118	<i>Polytrichum strictum</i> <i>Sphagnum girgensohnii</i> <i>Pleurozium schreberi</i> <i>Aulacomnium palustre</i>	683 304 264 36 1287			1405
IV Основная поверхность	<i>Betula nana</i> <i>Empetrum hermaphroditum</i> <i>Vaccinium uliginosum</i> <i>V. vitis-idaea</i> <i>Carex globularis</i> Опад Итого	108 68 14 14 1	475 46 22 6 4	583 114 36 20 5 891	<i>Polytrichum strictum</i> <i>Sphagnum russowii</i>	965 87 1052			1943
V Основная поверхность	<i>Betula nana</i> <i>Empetrum hermaphroditum</i> <i>Vaccinium myrtillus</i> <i>V. vitis-idaea</i> <i>Carex globularis</i> Опад Итого	19 39 2 4 4 68	92 150 63 3 13 321	111 189 65 7 17 63 452	<i>Sphagnum russowii</i> <i>Polytrichum strictum</i>	629 171 800			1252

ТАБЛИЦА 9

Подземная фитомасса в плероциево-сфагново-политриховом воронично-чернично-осоковом редколесье (г воздушно-сухого веса на 1 м²), 1961 г. Восточноевропейская лесотундра, Коми АССР

Элемент наморельфа	Глубина взятия образца (см) и гене- тические горизонты	Сосудистые растения							Вся фитомасса сосудистых растений	Огорфован- ные части и измельчен- ные органиче- ские остатки	Вся полая фитомасса
		стебли			корни, диаметр в мм						
		кустарники и кустарнички	травы	стебли	0.2—0.9		>5				
					1—2	3—5	всего				
I Глубокое межбугорковое понижение	0—2 A ₀	—	10	10	14	4	—	18	997	1025	
	2—12 Bgh	—	—	—	38	14	5	57	—	57	
	12—32 G	—	—	—	3	16	5	24	—	24	
	32—52 BCg	—	—	—	7	10	3	20	—	20	
	Всего	—	10	10	62	44	13	119	997	1126	
II Основная поверхность	0—10 A _r +A ₀ A ₁	1971	27	1998	54	144	—	198	7459	9655	
	10—20 A ₁ A ₂ g	8	13	21	70	38	—	108	—	129	
	20—40 Gh	—	—	—	23	33	—	56	—	56	
	40—60 G	—	—	—	7	13	—	20	—	20	
	Всего	1979	40	2019	154	228	—	382	7459	9860	
III Мелкое понижение	0—7 A _r	120	93	213	36	36	—	72	985	1270	
	7—12 A ₀ A ₁	36	19	55	15	32	251	298	1748	2101	
	12—22 Gh	—	—	—	42	8	2	52	—	52	
	22—42 G	—	—	—	8	10	15	33	—	33	
	42—62 BCg	—	—	—	3	8	18	29	—	29	
	Всего	156	112	268	104	94	286	484	2733	3485	
IV Основная поверхность	0—10 A _r +A ₀ A ₁	2062	53	2115	29	34	20	83	1277	3475	
	10—20 A ₁ A ₂ g	172	14	186	74	45	166	503	2370	3059	
	20—30 Gh	—	—	—	68	43	33	153	—	153	
	30—50 G	—	—	—	—	10	50	60	—	60	
	50—70 BCg	—	—	—	—	4	13	17	—	17	
	Всего	2234	67	2301	171	136	282	816	3647	6764	
V Основная поверхность	0—11 A _r	598	6	604	55	5	—	60	1953	2617	
	11—18 A ₀ A ₁	435	4	439	14	3	27	321	5001	5761	
	18—28 A ₁ A ₂ g+Gh	—	—	—	58	38	—	96	—	96	
	28—48 G	—	—	—	14	19	13	46	—	46	
	48—68 BCg	—	—	—	4	19	31	54	—	54	
	Всего	1033	10	1043	145	84	71	577	6954	8574	

тений по весу выделяются *Betula nana* — до 583 г, *Empetrum hermaphroditum* — до 189 г и *Vaccinium myrtillus* — до 65 г на 1 м².

Количество подземной фитомассы на разных микроучастках елового редколесья колеблется от 1126 до 9860 г на 1 м² (табл. 9). В ней преобладают отмершие и особенно оторфованные части мхов, масса которых почти везде в 4—9 раз больше, чем сосудистых растений. Лишь на одном из участков основной поверхности (IV) мхи составляют 54% от общего веса подземной фитомассы. Вес корней по всем микроучасткам колеблется от 119 до 816 г на 1 м² до глубины 70 см. Основная часть подземной фито-

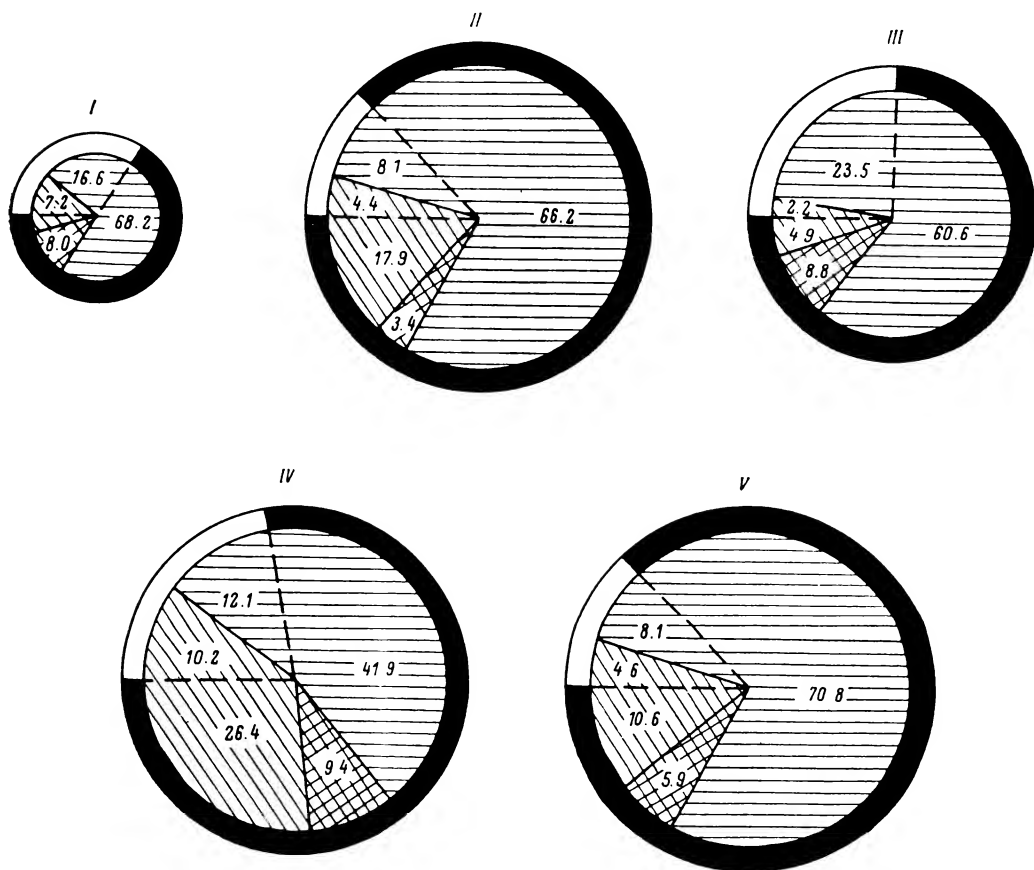


Рис. 4. Состав и соотношение надземной и подземной фитомассы в еловом редколесье с плевроциево-сфагново-политриховом воронично-чернично-осоковом с *Betula nana*. I — глубокое межбугорковое понижение; II, IV и V — основная поверхность; III — неглубокое понижение. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

массы сосредоточена в понижениях в слое до 2—10 см, на основных поверхностях склона — в слое до 20—30 см глубины. Из сравнения табл. 8 и 9 видно, что в распределении подземной массы по разным участкам отмечается большая неравномерность, чем в надземной.

Переходя к особенностям состава и распределения всей фитомассы нижних ярусов елового редколесья прежде всего следует отметить преобладание фитомассы мхов и лишайников над фитомассой сосудистых растений (в 1.5—6 раз) (табл. 3, рис. 4). Это преобладание особенно выражено в понижениях. Обращает на себя внимание также значительная неравномерность распределения общей фитомассы по разным элементам нанорельефа. Вес ее на отдельных микрообитаниях может различаться в 8 раз; вес сосудистых — в 18 раз; вес мхов — в 6—7 раз.

Сравнение запасов и особенностей распределения фитомассы в четырех типах сообществ восточноевропейской лесотундры позволяет сделать следующие выводы.

1. Для всех изученных сообществ характерны значительные колебания общего количества фитомассы (надземной и подземной) на отдельных элементах нанорельефа — в пятнистой тундре от 1093 до 7448 г, в ерниковой тундре от 2085 до 25 604 г, в березовом редколесье от 3171 до 5103 г и в еловом редколесье от 1463 до 11 345 г на 1 м². Наиболее однородно распределение фитомассы в березовом редколесье, которое по строению близко к северотаежным лесам; наибольшая неоднородность свойственна пятнистой тундре.

2. На распределение и накопление растительной массы в сообществах большое влияние оказывает нанорельеф, при этом значительные различия в количестве фитомассы наблюдаются не только на разных элементах нанорельефа, но и на однотипных, имеющих разную высоту (повышения) или глубину (понижения).

3. В различных типах сообществ наблюдаются разные соотношения фитомассы разных ярусов; в пятнистой тундре и березовом редколесье фитомасса кустарникового и травяно-кустарничкового ярусов преобладает над фитомассой мхов и лишайников; в ерниковой тундре и еловом редколесье (без учета древесного яруса), наоборот, масса мхов превышает массу цветковых.

В связи с тем что распределение фитомассы очень неравномерно внутри сообществ, в нашей работе не была предпринята попытка вывести средние запасы растительной массы в целом для каждого сообщества, что возможно было бы сделать по соотношениям площадей, занятых тем или иным элементом нанорельефа, теми или иными синузиями. Для таких подсчетов нужно изменение методики взятия фитомассы: учет всех синузий (микрогруппировок) сообщества, установление приуроченности их к тем или иным элементам нанорельефа, большое количество повторностей, так как даже одинаковые элементы нанорельефа в одном сообществе бывают заняты разными синузиями (микрогруппировками).

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова В. Д. (1958). Опыт определения надземной и подземной массы растительности в арктической тундре. Бот. ж., 43, 12. — Александрова В. Д. (1962). О подземной структуре некоторых растительных сообществ арктической тундры на о. Ляховском. Пробл. бот., 6. — Александрова В. Д. (1969). Надземная и подземная масса растений полярной пустыни острова Земля Александры (Земля Франца-Иосифа). Пробл. бот., XI. Вopr. ценол., геогр., эколог. и использов. растит. покрова СССР. — Александрова В. Д. (1970). Надземная и подземная масса растений в сообществах разных подзон тундры. В кн.: Биологические основы использования природы Севера. — Александрова В. Д., В. Ф. Шамурин. (1972). Методика определения запасов и структуры фитомассы. В сб.: Изучение биогеоценозов тундры и лесотундры. — Андреев В. Н. (1966). Особенности зонального распределения надземной фитомассы на Восточно-Европейском Севере. Бот. ж., 51, 10. — Виелголаски Ф. Е. (1973). Типы растительности и биомассы растений тундры. Экология, 2. — Вихирева-Василькова В. В., В. А. Гаврилюк и В. Ф. Шамурин. (1964). Надземная и подземная растительная масса некоторых кустарничковых сообществ Корякской земли. Проблемы Севера, 8. — Игнатенко И. В. (1971). Почвы бассейна р. Кары и их зональное положение. Почвоведение, 2. — Игнатенко И. В., А. В. Кнорре, Н. В. Ловелиус, Б. Н. Норип. (1973). Запасы фитомассы в растительных сообществах урочища «Ары-Мас». Экология, 3. — Манаков К. Н. (1972). Продуктивность и биологический круговорот в тундровых биогеоценозах Кольского полуострова. — Норин Б. Н., А. В. Друзиц, М. С. Боч, Н. Г. Солоневич. (1970a). Растительный покров и почвы стационарных участков. В сб.: Экология и биология растений восточноевропейской лесотундры. — Норин Б. Н., Н. Г. Солоневич, М. С. Боч. (1970b). Микроклимат стационарных участков. В сб.: Экология и биология растений восточноевропейской лесотундры. — Полозова Т. Г., В. Ф. Шамурин. (1970). Сезонная динамика развития надземной массы тундровых фитоценозов Западного Таймыра. В сб.: Продуктивность биогеоценозов Субарктики. — Поспелова Е. Н. (1973). Некоторые данные о продуктивности тундр Западного Таймыра. Автореф. дисс. — Рахманина А. Т. (1971). Надземная и подземная фитомасса некоторых сообществ восточноевропейской лесотундры. В сб.: Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. — Родин Л. Е. и Н. И. Базилевич. (1965). Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности Восточного Таймыра. — Солоневич Н. Г.

(1963). Структура и продуктивность некоторых болотных растительных сообществ. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 15. — С о л о н е в и ч Н. Г. (1971). К методике определения биологической продуктивности болотных растительных сообществ. Бот. ж., 56, 4. — Т и х о м и р о в Б. А. (1966). Изучение тундровых биогеоценозов. В сб.: Программа и методика биогеоценологических исследований. — Т и х о м и р о в Б. А. (1971). Основные проблемы и задачи изучения тундры. В сб.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. — Х о д а ч е к А. Е. (1969). Растительная масса тундровых фитоценозов Западного Таймыра. Бот. ж., 54, 7. — Ш а л ы т М. С. (1960). Методика изучения морфологии и экологии подземной части отдельных растений в растительных сообществах. Полевая геоботаника, II. — I g n a t e n k o I. V., A. V. K n o r r e, N. V. L o v e l i u s a. B. N. N o r i n. (1972). Standing crop in plant communities at the station Ary-Mas. In: Tundra biome. Proceeding IV. International meeting on the biological productivity of tundra. Leningrad, USSR, October, 1971. — S c h a m u r i n V. F., T. G. P o l o z o v a a. E. A. K h o d a c h e k. (1972). Plant biomass of main plant communities at the Tareja station (Tajmyr). In: Tundra biome. Proceedings IV. International meeting on the biological productivity of tundra. Leningrad, USSR. Oktober, 1971.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 26 XII 1973.

S U M M A R Y

Studies of four plant communities, differing in their composition and ecology, undertaken in the East-European forest-tundra with the purpose of revealing the amount of under- and overground phytomass, have shown that significant diversity of the total phytomass amounts in their microgroups is characteristic for all communities investigated. The distribution and accumulation of phytomass is strongly affected by nanorelief, great differences in the phytomass amount being observed not only on different nanorelief elements, but also on similar ones, which have different height (elevations) or depth (depressions).

УДК (084.3 — 36) : 581.9 (476)

Н. В. Козловская

К ФЛОРИСТИЧЕСКОМУ РАЙОНИРОВАНИЮ БЕЛОРУССИИ

N. V. K O Z L O V S K A Y A. FLORISTIC DIVISION INTO DISTRICTS
OF BELORUSSIA

На основе детального изучения распространения на территории Белоруссии видов, находящихся здесь хотя бы одну из границ ареала, разработана оригинальная схема флористического районирования республики (4 района, некоторые — с несколькими подрайонами).

Районирование природных участков проводится с применением различных методов. Для одной и той же территории осуществляется расчленение по геоморфологическому, почвенному, климатическому, лесорастительному и другим факторам. Чем более совпадают территории участков, выделенных по разным принципам, тем естественнее будет районирование. Комплексное районирование — ботанико-географическое, геоботаническое с учетом всех типов растительности (лесной, луговой, болотной и др.), флористико-фитоценотическое и так далее — имеет явное преимущество в сравнении с районированием по какому-то одному принципу. По мнению В. К. Богачева (1968), «только геоботаническое или только флористическое районирование входят в состав комплексного природного районирования».

Особую трудность представляет районирование сравнительно небольшого пространства, так как оно должно быть предельно точным. Если флористическое районирование Советского Союза, выдержанное во всех томах «Флоры СССР», является весьма удобной рабочей схемой, позволяющей делать широкие обобщения в масштабах флоры всей страны, то для территории Белоруссии, например, отнесение ее к «Верхне-Днепровскому району» не отражает фитогеографических особенностей флоры да и не охватывает всей территории республики.

Для Белоруссии разными исследователями в разное время осуществлялось районирование на основании различных факторов. Каждая попытка районирования территории учитывает предыдущие, и все вместе они должны послужить будущему комплексному естественному районированию территории республики.

Рассмотрим вкратце существующие схемы геоморфологического, агроклиматического и геоботанического районирования БССР.

1. Геоморфологическое районирование. Проведено В. А. Дементьевым (1960). Выделены четыре физико-географические области, включающие геоморфологические районы:

1) Б е л о р у с с к о е П о о з е р ь е, включающее Освейско-Браславские гряды, Полоцкую низину, Швенченские гряды, Нарочано-Вилейскую низину, Верхне-Березинскую низину, Ушачско-Лепельский холмистый район, Чашникскую равнину, Невельско-Городокскую возвышенность, Суражскую низину, Витебскую возвышенность и низину Лучесы;

2) Б е л о р у с с к а я г р я д а, включающая Оршанскую возвышенность, Минскую возвышенность, Ошмянскую возвышенность, Лидскую

равнину, Верхне-Неманскую низину, Средне-Неманскую низину, юго-западные ответвления Белорусской гряды, Копыльскую гряду, Столбцовскую и Барановичскую равнины;

3) Приледниковые равнины Белорусской гряды, включающие Прибугскую и Центрально-Березинскую равнины и Оршано-Могилевское плато;

4) Низина Полесья, включающая Припятское Полесье, Гомельское Полесье, Мозырское Полесье, Загородье и Брестское Полесье.

II. Агроклиматическое районирование. Выполнено А. Х. Шкляром (1962). Территория Белоруссии разделена на следующие агроклиматические области:

1) Северная — умеренно теплая влажная с западной (А) и восточной (Б) подобластями;

2) Центральная — теплая умеренно влажная с западной (В) и восточной (Г) подобластями;

3) Южная — теплая неустойчиво влажная с западной (Д) и восточной (Е) подобластями.

III. На основе лесорастительного районирования (Юркевич, Гельтман, 1960) выполнено в дальнейшем **геоботаническое районирование** территории Белоруссии. Выделены геоботанические подзоны и геоботанические округа:

1) Подзона дубово-темнохвойных лесов с округами Западно-Двинским, Ошмяно-Минским и Оршано-Могилевским;

2) Подзона грабово-дубово-темнохвойных лесов с округами Неманско-Предполесским и Березинско-Предполесским;

3) Подзона широколиственно-сосновых лесов с округами Бугско-Полесским и Полесско-Приднепровским.

Территория Белоруссии подвергалась также делению на почвенно-климатические округа (Роговой и др., 1952) и на торфяные области и районы (Пидопличко, 1961).

Флористическое районирование выполняется на принципиально иной основе, чем все описанные выше; осуществляя его, авторы основываются на разных принципах. Рассмотрим некоторые методы флористического районирования, применявшиеся на территории СССР при районировании прилегающих к Белоруссии территорий.

Флористическое районирование северо-запада европейской части СССР (Миняев, 1959). Выполнено на основе анализа границ ареалов видов растений.

Флористическое районирование Псковской области (Баранова и др., 1971). Выполнено на фитостатистической основе с предварительным глазомерным районированием, опиравшимся на те или иные границы ареалов отдельных видов.

Флористическое районирование Украинских Карпат (Чопик, 1969). За основу районирования взят флористический критерий.

Флористическое районирование Донецкой лесостепи (Дубовик, 1970). Проведено на основе изучения видового состава эндемичных видов и видов с дизъюнктивными ареалами.

Флористико-фитоценологическое районирование Литвы (Наткевичайте-Иванаускаене, 1969). Пространственные единицы растительности выделены «по набору характерных, определяемых флористическими критериями, растительных сообществ».

Фитогеографическое районирование острова Хийума (Ребассоо, 1964). За основу взято распространение типичных представителей различных элементов флоры.

Фитогеографическое районирование Латвийской ССР (Расиньш, 1964). Разработан метод изопорий, при котором пункты с одинаковой встречаемостью видов определенного флористического элемента соединяются линиями. Падение встречаемости на одной какой-то линии позволяет считать эту линию границей между фитогеографическими районами.

Флористическое районирование Московской области (Киселева, 1964). За основу положено представление А. И. Толмачева о конкретной флоре. Занимаемая ею территория, на которой флористическая неоднородность создается лишь различиями местообитаний и стадий смен растительности, рассматривается как флористический район.

Выделенные указанными методами районы нуждаются в дополнительной характеристике для подтверждения их естественности. Таким отличным подтверждением, на наш взгляд, служит упомянутая выше фитостатистическая характеристика районов Псковской области. Хорошие результаты дает подробная флористическая характеристика пространственных подразделений (сделана для флористических районов Московской области, Ярославского Поволжья и др.). Очень важно и фитогеографическое подтверждение флористических районов.

Флористическое районирование Белоруссии проводилось нами следующим образом. Из числа видов флоры БССР были выделены характерные виды с достаточно высокой встречаемостью, граница ареала которых проходит на нашей территории и хорошо прослеживается.

Составлены точечным способом карты распространения следующих характерных видов в Белоруссии (Козловская, 1965, 1966, 1967, 1968, 1970; Козловская, Парфенов, 1972; Парфенов и др., 1970):

а) с южной и юго-западной границей («северные виды»)

<i>Hyperzia selago</i> ¹	<i>Polygonum bistorta</i>
<i>Thelypteris phegopteris</i>	<i>Astragalus danicus</i>
<i>Matteuccia struthiopteris</i>	<i>Trifolium spadiceum</i>
<i>Picea abies</i>	<i>Pyrola virens</i>
<i>Goodyera repens</i>	<i>Empetrum nigrum</i>

б) с восточной границей («западные виды»)

<i>Spergula vernalis</i>	<i>Hypericum humifusum</i>
<i>Ranunculus bulbosus</i>	<i>Helianthemum hirsutum</i>
<i>R. lanuginosus</i>	<i>Armeria elongata</i>
<i>Teesdalia nudicaulis</i>	<i>Sarothamnus scoparius</i>
<i>Arnica montana</i>	

в) с северной и северо-восточной границей («южные виды»)

<i>Corynephorus canescens</i>	<i>Genista tinctoria</i>
<i>Juncus squarrosus</i>	<i>G. germanica</i>
<i>Anthericum ramosum</i>	<i>Trifolium fragiferum</i>
<i>Lilium martagon</i>	<i>T. lupinaster</i>
<i>Carpinus betulus</i>	<i>Euphorbia lucida</i>
<i>Ulmus suberosa</i>	<i>Eryngium planum</i>
<i>Pulsatilla pratensis</i>	<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>
<i>Silene armeria</i>	<i>Linaria genistifolia</i>
<i>Dianthus borbasii</i>	<i>Verbascum lychnitis</i>
<i>Thesium ebracteatum</i>	<i>Prunella grandiflora</i>
<i>Potentilla alba</i>	<i>Plantago indica</i>
<i>Filipendula hexapetala</i>	<i>Galium vernum</i>
<i>Coronilla varia</i>	<i>Chondrilla juncea</i>
<i>Lembotropis nigricans</i>	<i>Centaurea rhenana</i>

г) с северо-западной границей («восточные виды»)

<i>Allium angulosum</i>	<i>Chamaecytisus ruthenicus</i>
<i>Asparagus officinalis</i>	<i>Hieracium echinoides</i>
<i>Lythrum virgatum</i>	

¹ Здесь и далее латинские названия растений приводятся в соответствии с синонимикой, принятой в работе С. К. Черепанова «Свод правил и дополнений к „Флоре СССР“ (тома I—XXX)», 1973 г.

Затем на картах были проведены сплошные линии по крайним точкам распространения (далеко отстоящие одиночные местонахождения во внимание не принимались). Получившиеся границы ареалов накладывались друг на друга с целью выяснения возможного их совпадения.

В ряде случаев отрезки границ образовали сгущение линий, а иногда их полное совпадение. Отдельные участки получившихся флористических линий мы обозначили буквами от «А» до «Д» (см. рисунок).

На отрезке «А» совместились отрезки северо-восточной границы пяти видов (*Carpinus betulus*, *Corynephorus canescens*, *Anthericum ramosum*, *Thesium ebracteatum*, *Lilium martagon*) и юго-западной границы двух видов (*Empetrum nigrum* и *Matteuccia struthiopteris*).

На отрезке «Б» совместились отрезки северо-восточной границы *Genista tinctoria*, *Verbascum lychnitis*, *Hieracium echinoides*, *Silene armeria* и южной границы *Polygonum bistorta*, *Astragalus danicus*, *Linnaea borealis*, *Huperzia selago*.

Участок «В» образован отрезками границ *Trifolium spadicum*, *Verbascum lychnitis*, *Polygonum bistorta*, *Plantago indica*.

Участок сгущения границ «Г» состоит из следующих линий: северная граница *Silene armeria*, *Verbascum lychnitis*, *Helianthemum hirsutum*, *Genista tinctoria*, *Plantago indica*, *Galium verum*, *Coronilla varia*, *Ulmus suberosa*; южная граница *Goodyera repens*, *Thelypteris phegopteris*, *Ranunculus lanuginosus*.

Участок «Д» выражен лучше других. Он образован северной границей 21 вида и южной границей 6 видов. Здесь проходит северная граница *Corynephorus*

Флористическое районирование Белоруссии.

I—IV — флористические районы; 1—6 — флористические подрайоны; А—Д — флористические линии первого порядка; а—г — флористические линии второго порядка. Пояснения номеров в тексте.

canescens, *Thesium ebracteatum*, *Carpinus betulus*, *Lilium martagon*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Dianthus borbassii*, *Lythrum virgatum*, *Trifolium lupinaster*, *Filipendula hexapetala*, *Centaurea rhennana*, *Prunella grandiflora*, *Silene armeria*, *S. borysthenica*, *Plantago indica*, *Juncus squarrosus*, *Allium angulosum*, *Coronilla varia*, *Asparagus officinalis*, *Ulmus suberosa*, *Euphorbia lucida*, *Hieracium echinoides*. Южную границу на этом участке находят *Empetrum nigrum*, *Matteuccia struthiopteris*, *Trifolium spadicum*, *Goodyera repens*, *Thelypteris phegopteris*, *Pyrola virens*. На этом отрезке получалось в некоторых случаях полное совпадение границ, например северной границы *Chamaecytisus ruthenicus* и южной границы *Trifolium spadicum*.

Отрезки сгущенных и совмещенных границ ареалов — флористические линии первого порядка — образовали четыре флористических района на территории Белоруссии, которые мы именуем I — Озерный (Северный), II — Неманский (Западный), III — Днепровский (Восточный) и IV — Полесский (Южный).

Озерный (Северный) и Днепровский (Восточный) районы в фитогеографическом отношении однородны, внутри них нет границ ареалов.

Неманский (Западный) и Полесский (Южный) районы характеризуются наличием здесь границ ареалов некоторых видов, которые, сгущаясь, образуют флористические линии второго порядка от а до г. Отрезок а состоит из сгущенных границ *Trifolium lupinaster*, *Filipendula hexapetala*, *Potentilla alba*, *Centaurea rhennana*, *Genista tinctoria*. Вертикальный отрезок б образован границами *Sarothamnus scoparius*, *Teesdalia nudicaulis*,

Armeria elongata, *Hypericum humifusum*. Отрезки *в* и *г* представляют собой южную границу распространения ели — *Picea abies*, кроме того, здесь сгущаются или близко подходят северные границы *Chondrilla juncea*, *Linaria genistifolia*, *Verbascum phoeniceum*, *Succisella inflexa* и некоторых других.

Таким образом, в Неманском флористическом районе мы устанавливаем (относительно Немана) Правобережный северный (1) и Левобережный южный (2) подрайоны. В Полесском флористическом районе различаем (относительно Припяти) Левобережный западный (3), Правобережный западный (4), Левобережный восточный (5) и Правобережный восточный (6) подрайоны (см. рисунок).

Подсчет числа видов в разных флористических территориальных подразделениях производился нами без учета 200 видов, известных для флоры БССР только из литературы.

Флора Белоруссии 1260 видов (100%)

I. Озерный (Северный) флористический район	975	»	(77%)
II. Неманский (Западный)	1052	вида	(83%)
1. Правобережный подрайон	955	видов	(76%)
2. Левобережный подрайон	987	»	(78%)
III. Днепровский (Восточный) флористический район	1001	вид	(79%)
IV. Полесский (Южный)	1161	»	(92%)
3. Левобережный западный подрайон	1021	»	(81%)
4. Правобережный » »	992	вида	(79%)
5. Левобережный восточный»	1033	»	(82%)
6. Правобережный » »	961	вид	(76%)

Полесский и Неманский районы значительно богаче видами, чем Днепровский и особенно Озерный районы. Мы проследили также изменение соотношения в выделенных районах различных элементов флоры. Рассматриваем отдельно семь элементов в составе флоры и шесть подэлементов; адвентивные виды при этом не рассматриваются. Учтены только те виды, которые имеются в гербариях, и, следовательно, может быть проверена правильность определения их (табл. 1). Европейский элемент флоры (в целом без подразделений на подэлементы) лучше всего представлен в Полесском и Неманском районах (366 и 369 видов), тогда как в Днепровском и особенно в Озерном районах количество европейских видов заметно падает (324 и 308 видов). Европейско-малоазиатский элемент преобладает в Полесском районе (67 видов), точнее в обоих Правобережных подрайонах или на крайнем юге Белорусского Полесья. Число видов евроазиатского элемента примерно одинаково по всей территории Белоруссии и лишь несколько увеличено в Полесском районе (225 видов против 194—206 во всех остальных).

Евросибирско-аралокаспийский элемент лучше всего представлен в Полесском районе (106 видов), а из подрайонов последнего — в Правобережном восточном, т. е. на крайнем юго-востоке республики (100 видов); наименьшее количество видов этого элемента — на севере Белоруссии (71). Евразийский, голарктический и космополитический элементы распределены по районам почти равномерно.

Распределение представителей европейского элемента демонстрирует более четкие различия между пространственными подразделениями (табл. 2); широко распространенные паневропейские виды здесь не приводятся. На примере атлантического подэлемента видно, что количество видов в Неманском и Полесском районах вдвое больше, чем в Озерном и Днепровском (15 и 17 видов против 8 и 10). В пределах Неманского района в Левобережном подрайоне атлантических видов больше, чем в Правобережном (12 против 9). Сосредоточившись главным образом в Полесском районе, виды этого элемента тяготеют в большей степени к двум западным подрайонам, а к востоку их число уменьшается вдвое (12 и 13 против 6

ТАБЛИЦА 1

Соотношение представителей различных элементов флоры в выделенных флористических районах и подрайонах (под чертой процент от числа видов флоры БССР)

Флористические районы и подрайоны	Элементы флоры						
	европейские	европейско-малоазиатские	евросибирские	евросибирско-аралокаспийские	евразиатские	голарктические	космополиты
I. Озерный	308 24.4	47 3.7	202 17.0	71 5.6	120 9.5	189 15.0	38 3.0
II. Неманский	369 29.3	39 3.1	202 16.0	83 6.6	116 9.2	195 15.4	48 3.8
1. Правобережный	324 25.7	48 3.8	190 15.1	73 5.8	111 3.8	180 14.3	48 3.8
2. Левобережный	342 27.0	48 3.8	196 15.5	78 6.2	113 8.9	186 14.8	43 3.4
III. Днепровский	324 25.7	48 3.8	198 15.7	77 6.1	117 9.3	195 15.4	42 3.3
IV. Полесский	366 29.0	67 5.3	225 17.8	106 8.4	128 10.1	220 17.5	49 3.9
3. Левобережный западный	346 27.4	48 3.8	195 15.4	77 6.1	115 9.1	189 15.0	44 3.5
4. Правобережный западный	358 27.6	53 4.2	202 16.0	89 7.1	116 9.2	191 15.1	49 3.9
5. Левобережный восточный	313 24.7	49 3.9	194 15.3	80 6.3	115 9.1	190 15.1	48 3.8
6. Правобережный восточный	349 27.7	56 4.4	206 16.3	100 7.9	118 9.4	199 15.8	49 3.9

и 7). Наибольшее количество атлантических видов встречается на юге Гродненской и по всей Брестской области.

Западноевропейский подэлемент флоры, подобно атлантическому, тяготеет также к Неманскому и Полесскому районам (52 и 49 видов), на севере и востоке республики он представлен в меньшей степени (33 и 37 видов). В пределах Неманского района более насыщен видами этого подэлемента Левобережный подрайон (51 вид). В пределах Полесского района наибольшее количество видов падает на Левобережный западный подрайон (43 вида), примыкающий к предыдущему подрайону. По направлению к востоку количество западных видов в Полесье убывает и доходит до 26. Таким образом, область сгущения видов западноевропейского подэлемента флоры падает на юг Гродненской и север Брестской области, т. е. на западное Предполесье. Примечательно, что восточные подрайоны Полесского района беднее влаголюбивыми европейскими видами, чем Озерный и Днепровский флористические районы.

Центральноевропейские виды высказывают явное тяготение к юго-западу и крайнему югу республики. Наибольшее количество видов приходится на Левобережный подрайон Неманского района (25), Левобережный и Правобережный западные и Правобережный восточный районы (35, 28, 25 видов соответственно).

Центрально-восточноевропейский подэлемент распределен по выделенным районам довольно равномерно, усиливаясь несколько только на крайнем юго-востоке республики — в Правобережном восточном подрайоне (52 вида).

Восточноевропейский подэлемент отличается еще большей равномерностью распространения, с некоторым увеличением числа видов (45) на

ТАБЛИЦА 2

Распределение представителей различных подэлементов европейского элемента флоры в выделенных флористических районах (под чертой — процент от числа видов флоры БССР)

Флористические районы и подрайоны	Подэлементы флоры					
	атлан- тиче- ские	западно- европей- ские	центрально- европейские	центрально- восточно- европейские	восточно- европейские	средизем- номорские
I. Озерный	8 0.6	33 2.6	15 1.2	42 2.3	37 2.9	5 0.4
II. Неманский	15 1.2	52 4.1	26 2.0	48 3.8	37 2.9	9 0.7
1. Правобережный	9 0.7	40 3.2	20 1.6	43 3.4	34 2.7	7 0.55
2. Левобережный	12 0.9	51 4.0	25 2.0	44 3.5	34 2.7	8 0.6
III. Днепровский	10 0.8	37 2.9	17 1.3	43 3.4	37 2.9	8 0.6
IV. Полесский	17 1.3	49 3.9	41 3.2	55 4.4	54 4.3	18 1.4
3. Левобережный западный	12 0.9	43 3.4	35 2.8	42 3.3	40 3.2	7 0.55
4. Правобережный западный	13 1.0	38 3.0	28 2.2	44 3.5	45 3.6	13 1.0
5. Левобережный восточный	6 0.5	26 2.0	19 1.5	44 3.5	38 3.0	7 0.55
6. Правобережный восточный	7 0.5	31 2.5	25 2.0	52 4.1	42 3.3	13 0.55

крайнем юго-западе республики — в Правобережном западном подрайоне.

Средиземноморско-европейский подэлемент вызывает явное тяготение к югу БССР, к обоим подрайонам на правобережье Припяти: по 13 видов в каждом (при 5—9 видах по другим флористическим подразделениям республики).

Переходим к характеристике выделенных районов.

I. О з е р н ы й (С е в е р н ы й) ф л о р и с т и ч е с к и й р а й о н. Охватывает бассейн Западной Двины, Нарочано-Вилейскую низину, северную половину Минской возвышенности, Верхне-Березинскую низину, Чашникскую равнину, Витебскую и Оршанскую возвышенности (1—12-й районы и северную часть 13-го района, по Дементьеву). Южная граница проходит по Ошмянским грядам через водораздел притоков Вилии и Немана, через Минск и на северо-востоко-восток через истоки Друти до Днепра и начала Смоленско-Московской возвышенности.

Северный флористический район значительно меньше по территории, чем геоботаническая подзона дубово-темнохвойных лесов, но шире Западно-Двинского геоботанического округа. Он также несколько меньше северной агроклиматической зоны Шкляра и почти совпадает с границами Белорусского Поозерья (по Дементьеву). В восточной части южная граница Северного флористического района почти совпадает с таковой у Шкляра и Дементьева. Граница района очерчивается флористическими линиями, которые охарактеризованы выше, как отрезки А и Б.

Характерными видами района являются *Empetrum nigrum*, *Matteucia struthiopteris*, *Linnaea borealis*, *Alnus incana* и в меньшей степени *Polygonum bistorta*, *Astragalus danicus*. Только в этом районе встречаются *Nuphar pumilum*, *Hydrilla verticillata*, *Glyceria lithuanica*, *Oxytropis pilosa*,

Cladium mariscus и некоторые другие, единично отмеченные в БССР виды. Отсутствуют *Genista tinctoria*, *Corynephorus canescens* и большинство «южных» видов Белоруссии.

Граничит на севере с Юго-Западным и Юго-Восточным флористическими районами Псковской области. На западе соприкасается с двумя районами Литовской ССР, которые обозначены как Аукштайский возвышенный район, в котором заметно влияние бореальных и умеренных континентальных видов и умеренных субатлантических видов, и район Диснанской равнины, относящийся к Среднерусской провинции (Наткевичайте-Иванаускене, 1969). По-видимому, Озерный флористический район Белоруссии имеет определенное флористическое сходство со всеми этими подразделениями.

II. Неманский (Западный) флористический район. Занимает бассейн Немана, почти совпадая с подзоной Белорусской гряды и с западной подобластью Центральной агроклиматической области. Ближе всего этот район повторяет границы Неманско-Предполесского геоботанического округа.

Характерные виды: *Potentilla cinerea*, *Hierochloë australis*, *Ranunculus lanuginosus*, *Teesdalia nudicaulis*, *Armeria elongata*, *Pulsatilla pratensis*, *Sarothamnus scoparius*, *Arnica montana*, *Ajuga pyramidalis*, *Lathyrus montanus*, *Trifolium lupinaster* и др. На полях характерен сорняк *Papaver rhoeas*. Хотя эти виды обитают и в смежных районах, но здесь они встречаются чаще всего и иногда образуют аксентирующие заросли, тогда как за пределами района растут небольшими популяциями или единично (*Armeria elongata*).

Только в Западном районе распространены *Helianthemum hirsutum*, *Impatiens parviflora*, *Ranunculus bulbosus*, *Saxifraga granulata*, *Pinguicula vulgaris*, а также известные из литературных источников *Sedum spurium*, *Potentilla rupestris*, *Draba muralis*, *Littorella uniflora*, *Carlina acaulis*, *Zannichellia palustris* и некоторые другие.

По данным М. П. Наткевичайте-Иванаускене (1969), прилежащие районы Литвы относятся к двум провинциям: Прибалтийской (район Ошмянской возвышенности и Лидской покатости) и Центральноевропейской (район термофильных сосновых лесов юго-восточной равнины Литвы). Несомненна флористическая и фитогеографическая близость этих районов, и к тому же большая часть Ошмянской возвышенности приходится на территорию Белоруссии.

III. Днепровский (Восточный) флористический район. Составляет часть приледниковой равнины Белорусской гряды и несколько меньше по размерам (за счет отсечения юго-западного участка), чем восточная подобласть Центральной агроклиматической области. Этот флористический район ближе всего расположен к Оршано-Могилевскому геоботаническому округу, но с заметным сдвигом к югу северной границы последнего. Этот район занимает Оршано-Могилевское плато, восточную часть Центрально-Березинской и Чечерскую равнины. Характеристика северной границы района дана при описании составных элементов отрезков Б и Д. Южная часть границы идет от Минска на юго-восток, примерно по р. Свислочь до устья, затем вниз по Березине и поворачивает на восток, проходя между повышениями Центрально-Березинской равнины и Приднепровской низиной. Отрезок этой пограничной полосы между реками Березина и Сож и до границы с Брянской областью представляет собой особое фитогеографическое явление, о котором было сказано выше (совпадение границ 27 видов!).

Только в этом районе известны редкие виды: *Gentianella lingulata*, *Gladiolus palustris*, *Cypripedium guttatum*, *Glyceria nemoralis*, *Calamagrostis purpurea*, *Cinna latifolia* и др. Видов, особо характерных для района, нет, но весьма обычны несколько видов северного происхождения, общих для I и III районов: *Empeurum nigrum*, *Matteuccia struthiopteris* и др. Здесь отсутствуют граб, ракитник русский, вяз пробковый и ряд «южных» видов флоры Белоруссии.

По соотношению ботанико-географических элементов Днепровский район сходен с Озерным, для них характерно меньшее значение европейского элемента, особенно атлантического, западного, центрального и средиземноморского подэлементов. Восточноевропейский подэлемент представлен тем же числом видов (37), что в Северном и Западном районах. Евросибирскими и евразийскими видами этот район беднее, чем другие районы, адвентивных видов немного.

IV. По л е с с к и й (Ю ж н ы й) ф л о р и с т и ч е с к и й р а й о н, Территориально близок к геоморфологическому району — низине Белорусского Полесья. Частично накладывается на Южную агроклиматическую область и на подзону широколиственно-сосновых лесов, но точнее всего этот район повторяет очертания Белорусского Полесья, согласно со схемой, составленной институтом «Белгипроводхоз» в 1954 г. Северная граница района охарактеризована при рассмотрении отрезков границ Г, В и Д.

Самый богатый по видовому составу, этот флористический район занимает обширное пространство и, естественно, не может быть вполне однородным, вследствие чего нами и выделены в его пределах четыре подрайона.

Левобережный западный подрайон (3) в основном соответствует Прибугской равнине и занимает бассейны левобережных притоков верхней Припяти. Правобережный западный подрайон (4) занимает бассейн Муховца, Пины и низовья правобережных притоков верхней Припяти; ель в подрайоне встречается лишь в виде «островных» местонахождений. Оба этих западных подрайона вместе приблизительно соответствуют Бугско-Полесскому геоботаническому округу.

Левобережный восточный подрайон (5) занимает часть Центрально-Предполесского и Центрально-Полесского геоботанических районов, а также северную часть Гомельско-Приднепровского геоботанического района. Правобережный восточный подрайон (6) занимает Припятско-Мозырский, Южно-Полесский и южную часть Гомельско-Приднепровского геоботанических районов.

Характерные виды Полесского флористического района можно разделить на две группы: виды, выходящие к северу за пределы Полесья, и виды, занимающие довольно ограниченную площадь внутри района. Более широко распространены *Chamaecytisus ruthenicus*, *Ch. ratisbonensis*, *Galium verum*, *Anthericum ramosum*, *Centaurea rhenana*, *Gypsophila fastigiata*, *Glechoma hirsuta*, *Radiola linoides*, *Trifolium dubium*, *Vincetoxicum hirundinaria*, *Filago minima*, *Anagallis arvensis*, *Hieracium echinoides*, *Juncus atratus*, *Kochia laniflora*, *Lythrum virgatum*, *Plantago indica*, *Pulicaria prostrata*, *Salsola pestifera*, *Silene borysthena*, *Euphorbia cyparissias*, *Potentilla alba*, *Juncus squarrosus*, *Silene armeria*, *Dianthus borbasis*, *Carpinus betulus*, *Chondrilla juncea*, *Coronilla varia*, *Trifolium fragiferum*, *Ulmus suberosa*, *Verbena officinalis*, *Genista tinctoria*, *Jurinea cyanoides*, *Linaria genistifolia*, *Scabiosa ochroleuca*, *Cyperus fuscus*, *Populus nigra* и некоторые другие.

Только в Белорусском Полесье растут *Genista germanica*, *Lembotropis nigricans*, *Stachys recta*, *Succisella inflexa*, *Gypsophila paniculata*, *Teucrium scordium*, *Aldrovanda vesiculosa*, *Carex brizoides*, *Salvinia natans*, а также еще некоторые виды, указанные в литературе. Можно назвать несколько видов, приуроченных только к одному подрайону или к двум. В Левобережном западном подрайоне (3) встречаются *Abies alba*, *Isopyrum thalictroides*; в полосе, разграничивающей 3-й и 4-й подрайоны, известны *Quercus petraea* и *Hedera helix*. Это все виды, сосредоточенные в Беловежской пуще и нашедшие там предел своего распространения (Парфенов, Козловская, 1971).

Кроме того, только двум западным подрайонам свойственны *Teesdalia nudicaulis*, *Spergula vernalis*, *Hypericum humifusum*, *Leymus arenarius*, *Verbascum phoeniceum*. Это «юго-западные» виды Белоруссии.

Есть несколько «юго-восточных» видов, приуроченных к 5-му и 6-му подрайонам (Полесско-Приднепровскому геоботаническому округу). Только в Правобережном восточном (6) подрайоне встречаются *Aposeris foetida*, *Iris aphylla*, *Daphne cneorum*, *Rhododendron luteum*. В обоих под-

районах есть также *Euphorbia lucida*, *Asparagus officinalis*, *Eryngium planum*, их распространение почти не выходит за указанные пределы, если не считать «островных» местообитаний. Полесский флористический район естественно продолжается на юг — в Украинское Полесье, с которым составляет единое природное целое — Полесье со своими характерными природными особенностями.

Таким образом, каждый из выделенных нами районов и подрайонов имеет свои флористические особенности, формирование флоры в них обуславливается в настоящее время в первую очередь климатическими и фитоценотическими факторами.

ЛИТЕРАТУРА

- Баранова Е. В., Н. А. Миняев, В. М. Шмидт. (1971). Флористическое районирование Псковской области на фитостатистической основе. Вестн. ЛГУ, 9. — Богачев В. К. (1968). Флора Ярославского Поволжья и ее генезис. В сб.: Растительный покров Ярославского и Костромского Поволжья, его генезис и преобразование. — Деметьев В. А. (1960). Основные черты рельефа и геоморфологические районы Белоруссии. В сб.: Вопросы географии Белоруссии, I. — Дубовик О. М. (1970). Материалы до флористичного районування Донецького Лісо-степу. Укр. бот. ж., XXVII, 3. — Киселева К. В. (1964). Опыт флористического районирования Московской области. Бюлл. МОИП, отд. биол., 69, 4. — (Козловская Н. В.) Казлоўская Н. В. (1965). Пра паўднёвыя віды флоры у Беларусі. ІАН БССР, сер. биол. наук, 1. — Козловская Н. В. (1966). Анализ распространения степных растений в Белоруссии. Бот. ж., 51, 12. — Козловская Н. В. (1967). Карты распространения характерных видов белорусской флоры. Определитель растений Белоруссии. — (Козловская Н. В.) Казлоўская Н. В. (1968). Да пытання аб паходжанні дендрафлоры Беларусі. ІАН БССР, сер. биол. наук, 1. — Козловская Н. В. (1960). Атлантическо-европейские влияния в белорусской флоре. В сб.: Ботаника. Исследования, 12. — Козловская Н. В., В. И. Парфенов. (1972). Хорология флоры Белоруссии. — Миняев Н. А. (1959). Флористическое районирование северо-запада европейской части СССР. Тр. Ленингр. общ. естествоиспыт., 70, 1. — Наткевичайте-Иванаускаене М. П. (1969). Флористико-фитоценологическое районирование Литвы. Бот. ж., 54, 1. — Парфенов В. И., Н. В. Козловская. (1971). Климатическая и фитоценотическая обусловленность распространения европейских, аркто-бореальных и бореальных видов во флоре Беловежской Пуши. В сб.: Беловежская Пуша, 4. — Парфенов В. И., Н. В. Козловская, Л. Г. Симонovich. (1970). Эколого-географическое изучение популяций *Arnica montana* L. в Белоруссии. В сб.: Ботаника. Исследования, 12. — Пидопличко А. П. (1971). Торфяные месторождения Белоруссии. — Разумовский С. М. (1969). О границах ареалов и флористических линиях. Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР, 72. — Расиньш А. П. (1964). Материалы к фитогеографическому делению Латвийской ССР. В сб.: Изучение растительного покрова острова Сааремаа. — Растительный покров Белоруссии. (1969). Под ред. И. Д. Юркевича и В. С. Гельтмана. — Ребассоо Х. (1964). Анализ флоры острова Хиума, ее генезис и фитогеографическое районирование. Изв. АН Эст.ССР, сер. биол., 13, 2. — Роговой А. П., А. Г. Медведев, Н. П. Булгаков, В. М. Пилько, В. Н. Четвериков. (1952). Почвы БССР. — Толмачев А. И. (1931). К методике сравнительно-флористических исследований. Ж. Русск. бот. общ., 16. — Толмачев А. И. (1941). О количественной характеристике флор и флористических областей. — Толмачев А. И. (1966). Очередные задачи флористических исследований в СССР. Ж. общ. биол., XXVII, 4. — Толмачев А. И. (1968). Современные проблемы географии растений. Вестн. ЛГУ, Биология, 9, 2. — Толмачев А. И. (1970). О некоторых количественных соотношениях во флорах Земного шара. Вестн. ЛГУ, Биология, 15. — Чопик В. И. (1969). Флористическое районирование Украинских Карпат. Укр. бот. ж., 26, 4. — Шкляр А. Х. (1962). Климат Белоруссии и сельское хозяйство. — Юркевич И. Д., В. С. Гельтман. (1960). Районирование лесной растительности БССР. Бот. ж., 45, 8.

Институт экспериментальной ботаники
Академии наук Белорусской ССР,
г. Минск.

Получено 4 X 1972.

S U M M A R Y

On the basis of the Belorussian S. S. R. flora geographical analysis a floristic division into districts has been carried out. Condensations or complete coincidences of area limits lines of 51 species make it possible to demarcate the territory of the Belorussian republic into 4 floristic districts and several subdistricts.

УДК 576.8.094.83 : 582.232

И. М. Меницкая и Д. Ф. Проценко

**К ВОПРОСУ О СОСТОЯНИИ ПИГМЕНТНОГО АППАРАТА
СИНЕЗЕЛЕННЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ (*СYANOPHYTA*)**I. M. MENIZKAYA AND D. F. PROZENKO. ON THE STATE
OF PIGMENTARY APPARATUS OF BLUE-GREEN ALGAE (*CYANOPHYTA*)

Изучалось влияние некоторых физико-химических факторов на хлорофилл-белково-липоидный комплекс синезеленых водорослей. Сравнивались водоросли, находящиеся в различных условиях газового режима и освещенности. В опытных вариантах исследуемые водоросли выдерживались в сосудах с различной концентрацией сероводорода в питательной среде. Критерием устойчивости пигментного комплекса служило время выхода хлорофилла в неполярный растворитель при растирании водорослей, а также характер извлечения хлорофилла возрастающими концентрациями полярного растворителя в неполярном. Установлено, что хлорофилл *a* изучаемых синезеленых водорослей находится в двух различающихся физико-химических состояниях. Пигментный аппарат синезеленых водорослей изменяется в зависимости от газового режима среды обитания. В условиях нормального газообмена в клетках синезеленых водорослей обнаруживаются 2 формы хлорофилла *a* — легко- и трудно-извлекаемая органическими растворителями. В анаэробных условиях отсутствует легкоизвлекаемая форма хлорофилла.

Для понимания механизма фотосинтеза и прежде всего вопросов, связанных с поглощением и миграцией световой энергии, необходимо иметь достаточные представления о состоянии пигментного аппарата растений.

Согласно современным представлениям, молекулы хлорофилла принимают неодинаковое участие в фотосинтезе, так как они находятся в разных формах, отличающихся по характеру связи с другими компонентами клетки или по степени агрегации. Спектральные различия форм пигментов, связанных с различными белково-липоидными структурами в хлоропластах и хроматофорах, выявлены работами А. А. Красновского (1970), А. А. Шлыка (1965), А. А. Шлыка и А. В. Малашевич (1970), Ю. Е. Ерохина и О. А. Синегуба (1970). Разная активность хлорофилла в зависимости от свойств белкового и липоидного компонентов наблюдалась в модельных коацерватных системах (Опарин и др., 1970).

Сравнительное изучение фотосинтетического аппарата мутантных форм и нормальных объясняет выпадение отдельных важных для растения функций в связи с изменением структуры (Квитко, 1972). Некоторые исследователи, используя метод извлекаемости пигментов неполярными растворителями (петролевым эфиром, гексаном, бензином), также пришли к заключению о возможности существования хлорофилла в нескольких состояниях.

В работах Д. И. Сапожникова и сотрудников (1956, 1960) показано, что в отдельных видах растений 5—7% всего хлорофилла извлекается петролевым эфиром. При воздействии на листья высокой температуры, вызывающей денатурацию белков пигментного комплекса, наблюдается резкое возрастание количества хлорофилла, извлекаемого петролевым эфиром, остальная же часть извлекается спиртом или ацетоном — полярным растворителем (Маслова, 1958). Неизвлекаемая петролевым эфиром часть

хлорофилла связана, по мнению авторов, с белками, а извлекаемая представлена хлорофиллом, связанным с белками и липоидами.

В работах А. А. Шлыка (1965) и А. А. Шлыка и А. А. Баранова (1969) подчеркивается существенное значение липопротеидов в определении различных состояний зеленого пигмента в живой ткани.

Перечисленные работы свидетельствуют о существовании форм хлорофилла, различающихся по своему физико-химическому состоянию.

Основные закономерности фотосинтетических процессов, происходящих в синезеленых водорослях, аналогичны тем, которые характерны для высших растений. Вода является основным донором электронов и источником молекулярного кислорода как для высших растений, так и для *Cyanophyta*.

Функционирование двух фотохимических реакций, наличие двух пигментных систем, двух типов фотофосфорилирования (циклического и нециклического) было доказано и для синезеленых водорослей (Duysens, 1951; Аллен, 1961; Jones a. Myers, 1965; Gerhardt u. Santo, 1966; Murata и др., 1966; Cho a. Govindjee, 1970; Weaver, 1970).

Благодаря легкости активации второй фотосистемы светом, поглощаемым фикобилинами, *Cyanophyta* широко использовались для изучения двух фотохимических реакций фотосинтеза (Duysens, 1951; Shimonu и др., 1967; Emerson a. Rabinowitch, 1960). Результаты этих исследований подтвердили действие двух различных пигментных систем в фотосинтезе синезеленых водорослей. Обе системы содержат хлорофилл *a* и фикобилины, но в различных пропорциях. Вторая система включает больший процент билихромопротеидов. Первая фотосистема проявляет одинаковую или несколько более высокую активность хлорофилла *a*, чем фикобилинов. Во второй системе, участвующей в выделении O_2 , обнаружена в 6 раз большая активность фикоцианина, чем хлорофилла.

У многих синезеленых водорослей в анаэробных условиях наблюдается (Frenkel и др., 1950) переключение с истинного фотосинтеза, идущего с выделением кислорода, на фотосинтез бактериального типа — фоторедукцию (по определению Сапожникова, 1937).

Вопросы, связанные с состоянием пигментной системы синезеленых водорослей, освещены в литературе недостаточно полно (Сиренко, 1966; Годнев, Ляхнович, 1969; Аллен и др., 1960). Поэтому в нашей работе мы пытались подойти к решению одной из сторон этой проблемы — изучению состояния пигментного аппарата синезеленых водорослей — в зависимости от условий освещения и газового режима среды обитания.

Представители *Cyanophyta*, вызывающие «цветение» воды, обитают в водоемах как в насыщенном кислородом водной толще, так и в анаэробной зоне иловых донных отложений с избытком CO_2 и наличием сероводорода (Васильева, 1965; Володин, 1970). Период пребывания водорослей в атмосфере сероводорода приурочен к зимним и ранневесенним месяцам, когда температура воды снижена до минимума и все физиолого-биохимические процессы заторможены. Способность синезеленых водорослей существовать в столь различных условиях свидетельствует о специфичности их метаболизма, возможности переключения с одного типа питания на другой и потому большей устойчивости по сравнению с другими представителями альгофлоры к меняющемуся газовому режиму среды и в первую очередь к степени ее кислородного насыщения.

Изучалось также действие некоторых физических и химических факторов на хлорофилл-белково-липидный комплекс синезеленых водорослей. Исследования, связанные с нарушением целостности этого комплекса, а также отрывом хлорофилла и извлечением его различными органическими растворителями, позволят в какой-то мере приблизиться к решению вопроса о состоянии хлорофилла в синезеленых водорослях, так как различные нативные формы хлорофилла могут отличаться по чувствительности в отношении дезагрегирующих воздействий и агентов, нарушающих связь с белками и липоидами. Сравнивались водоросли, находящиеся в различных условиях газового режима среды и освещенности — факторов,

имеющих особое значение для их развития (Шапошников, Гусев, 1964; Гусев, 1966), так же как и для всех автотрофных организмов.

В связи с этим исследовалось влияние анаэробнозиса на состояние пигментного комплекса синезеленых водорослей.

Методика

Анаэробные условия в наших опытах создавались определенной концентрацией сероводорода в среде. В присутствии сероводорода количество кислорода в среде незначительно и может быть обнаружено только в начале опыта. Источником сероводорода служил сульфид натрия ($\text{Na}_2\text{S} \cdot 9\text{H}_2\text{O}$), к которому добавлялся бикарбонат натрия (NaHCO_3). Это создавало буферную систему и обеспечивало постоянное содержание сероводорода в среде (Сапожников, 1955).

В опытных вариантах исследуемые водоросли выдерживались в плотно закрытых сосудах с различной концентрацией H_2S в среде. Объемы добавляемых растворов сульфида натрия и соды не превышали 1/10 общего объема среды. Проверка заключалась в подборе такой концентрации, при которой можно было получить в течение короткого промежутка времени четкие различия между опытными и контрольными вариантами и которая не была бы губительной для водорослей.

Было проверено действие следующих концентраций сероводорода в питательной среде: 0.002%, 0.05, 0.10, 0.20, 0.30, 0.40, 0.50% на 3 вида альгологически чистых культур водорослей: *Nostoc* sp., *Phormidium uncinatum* (Ag.) Gom., *Phormidium autumnale* (Ag.) Gom. Контролем служили водоросли, пересаженные в тот же день в сосуды с ватно-марлевыми пробками на питательную среду без добавления сульфида натрия и двууглекислой соды, т. е. при обычном режиме кислородного насыщения.

Опыты проводились в условиях темноты, а также при чередовании 12 часов света (2400 люксов) и 12 часов темноты. Вариант с чередованием света и темноты в дальнейшем изложении мы будем называть «световым». Для выращивания водорослей применялась среда Фитцджеральда в модификации Цендера и Горхема (Сиренко, 1968).

Показателем состояния хлорофилла в клетках служила термостабильность пигментного комплекса, о которой мы судили по изменению извлекаемости хлорофилла неполярным растворителем (петролейный эфир с температурой кипения 35—40°) после термической обработки (кипячение) по методу, предложенному Масловой (1958). Для этого водоросли помещались в капроновый мешочек и опускались на одну минуту в кипящий фосфатный буфер pH 10. После кипячения водоросли обсушивались между листочками фильтровальной бумаги и переносились в ступку для растирания с петролейным эфиром. Критерием устойчивости пигментного комплекса служило время выхода хлорофилла в неполярный растворитель.

Следы хлорофилла обнаруживались в процессе растирания с появлением красной флуоресценции петролейно-эфирного экстракта в пучке проходящих ультрафиолетовых лучей. В петролейно-эфирном экстракте определялось количество каротиноидов, которое извлекается к моменту появления хлорофилла в растворе. Хорошее извлечение каротиноидов свидетельствует о том, что условия анаэробнозиса существенно не влияют на проницаемость клеточных структур для растворителя.

Так как даже при длительном растирании хлорофилл не извлекается петролейным эфиром из живых водорослей, они предварительно кипятятся. Растирание только до момента появления следов хлорофилла в экстракте мы использовали потому, что и после кипячения хлорофилл из водорослей извлекался очень медленно.

Использовался и другой метод нарушения целостности пигментного комплекса — действие возрастающих концентраций полярного растворителя в смеси с неполярным. Этот метод был предложен Сапожниковым и Черноморским (1960) для исследования состояния хлорофилла в листьях высших растений. В качестве полярного растворителя был взят этиловый

спирт 96%, неполярного — петролейный эфир. Изучалось действие следующих концентраций (процент) спирта в петролейном эфире: 0.1, 0.2, 0.3, 0.4, 0.5, 0.6, 0.7, 0.8, 0.9, 1.0, 1.1, 1.2, 1.3, 1.4. При постановке этих опытов мы исходили из двух предположений: либо извлекаемость хлорофилла будет меняться с повышением концентрации спирта прямолинейно, что указывало бы на однородность пигментного комплекса, либо, в противном случае, можно было предполагать существование не одной формы комплекса.

Исследовались варианты предыдущих опытов. Время действия анаэробных условий — трое суток. Работа проводилась с 4 видами водорослей: *Nostoc* sp., *Phormidium uncinatum* (Ag.) Gom., *Phormidium autumnale* (Ag.) Gom., *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk. Операции по извлечению хлорофилла сводились к следующему: порцию водорослей (100 мг) мы растирали в фарфоровой ступке при комнатной температуре с помощью алмазного порошка (Меницкая, 1970) и мела. К растертой навеске доливалась первая порция растворителя (петролейный эфир, содержащий 0.1% спирта), навеска растиралась в течение 10—15 секунд и растворитель сливался на фильтр № 4 «Дружная Горка», а к оставшемуся материалу добавлялась новая порция растворителя такой же концентрации. Извлечение прекращали после того, как в очередной порции растворителя переставала обнаруживаться флуоресценция хлорофилла. Затем мы приступали к извлечению хлорофилла из той же навески порцией растворителя, содержащего 0.2% спирта в петролейном эфире, проводили аналогичную экстракцию и т. д. до последней порции петролейного эфира, содержащего 1.4% спирта.

Весь период растирания длился 30—40 минут. Остаток материала в ступке обрабатывался ацетоном. Полное извлечение хлорофилла ацетоном принималось за 100%.

Количество хлорофилла в каждой фракции определялось на фотоэлектроколориметре ФЭК-М. Отношение количества хлорофилла, содержащегося в каждой фракции, к общему количеству хлорофилла в навеске характеризовало действие соответствующей концентрации спирта.

Результаты исследования и их обсуждение

Данные табл. 1 показывают, что сероводород при всех концентрациях, кроме низких, оказывает заметное влияние на извлекаемость хлорофилла из клеток изучаемых синезеленых водорослей. В обоих вариантах хлорофилл в экстракте при анаэробнозе появляется позже, чем в «контрольных» водорослях; в темноте замечена более четкая реакция на действие анаэробноза. При этом «пороговая» концентрация сероводорода, при которой он начинает влиять на извлекаемость хлорофилла, различна для разных видов синезеленых водорослей. Низкие концентрации сероводорода не оказывают действия на извлекаемость хлорофилла.

Возможно, что для проявления действия низких концентраций недостаточно 48 часов. Это подтверждается следующими наблюдениями. При содержании 0.4 и 0.5% H_2S на следующие сутки наблюдается выход фикобилиновых пигментов в среду, которая окрашивается в розовый или голубой цвет в зависимости от вида водорослей. Через двое суток происходит выход фикобилинов из водорослей, выдерживающихся на среде, содержащей 0.3% H_2S , и только на 5—6-е сутки в некоторых случаях среда с содержанием 0.002—0.02% H_2S окрашивается фикобилиновыми пигментами. С подобным явлением встречались и другие исследователи (Fay, 1969; Wolk, Simon, 1969), которые отмечали, что в гетероцистах и спорах, т. е. в зимующих неактивных формах синезеленой водоросли *Anabaena cylindrica*, отсутствуют фикобилиновые пигменты.

Природные концентрации сероводорода в илах, где зимуют синезеленые водоросли, имеют значения, близкие к 0.2—0.5% (Володин, 1970). Наши данные позволяют предположить, что в анаэробных условиях хлорофилл синезеленых водорослей переходит в форму, трудно извлекаемую неполяр-

ТАБЛИЦА 1

Появление хлорофилла и извлечение каротиноидов петролейным эфиром в зависимости от концентрации сероводорода в среде (навеска 500 мг сырых водорослей, экспозиция 48 часов)

Концентрация сероводорода, ‰	12 часов освещения + 12 часов темноты		Темнота	
	время появления хлорофилла, мин.	извлечено каротина, мкг	время появления хлорофилла, мин.	извлечено каротина, мкг

Nostoc sp.

Контроль	1.0	13.8	1.0	8.7
0.002	1.0	5.8	1.5	5.7
0.05	1.5	8.4	2.5	8.7
0.10	2.0	7.6	3.0	9.2
0.20	2.5	12.3	4.0	12.2
0.30	3.5	17.6	4.5	12.3
0.40	5.0	26.8	7.0	18.7
0.50	7.0	37.0	8.5	18.9

Phormidium uncinatum (Ag.) Gom.

Контроль	2.0	10.0	2.0	8.9
0.002	1.2	4.3	0.7	4.6
0.05	1.5	4.5	1.0	6.3
0.10	1.7	4.6	1.5	6.6
0.20	2.0	7.7	1.5	7.8
0.30	2.0	9.5	2.5	9.3
0.40	2.5	11.3	4.0	17.3
0.50	5.0	19.6	35.0	29.0

Phormidium autumnale (Ag.) Gom.

Контроль	2.5	8.3	2.5	7.9
0.002	3.0	5.8	2.0	7.1
0.05	4.0	5.6	2.0	9.5
0.10	5.0	7.0	3.5	9.6
0.20	7.0	7.8	5.0	17.6
0.30	9.0	9.6	8.0	19.5
0.40	14.0	11.0	15.0	15.1
0.50	25.0	15.0	27.0	15.0

ным растворителем. Этот вывод в какой-то мере согласуется с результатами, полученными еще в 1947 и 1950 гг. Осиповой с сотрудниками на высших растениях с выделенными препаратами белков. Подвергнутые восстановлению препараты белков связывали хлорофилл в значительно большем количестве, чем неизмененные белки (Осипова и Тимофеева, 1950).

Возможно, что при повышении концентрации сероводорода в среде, приводящей к увеличению степени ее восстановительной способности, в клетках водорослей происходят конформационные перестройки мембранных структур (Красновский, 1969; Конев и др., 1970) пигментного комплекса, приводящие к иному характеру связывания хлорофилла.

В связи с этим исследовалось влияние длительного анаэробноза на пигментный аппарат синезеленых водорослей и их способность впоследствии переходить к условиям нормального газового режима среды.

Исследования проводились следующим образом. Одинаковые навески водорослей *Nostoc* sp. (по 500 мг) помещались в герметически закрывающиеся сосуды со средой, содержащей 0.3% H_2S . Одна часть сосудов выдерживалась в темноте, а другая — при световом режиме. Контрольные водоросли пересаживались в тот же день на среду без сероводорода при обычном режиме освещения. Содержание хлорофилла определялось хроматографически (Бажанова и др., 1964).

Как видно из рис. 1. содержание хлорофилла в клетках синезеленой водоросли *Nostoc* sp. в первые 2—4 суток составляет около 90% от исходного его количества. При более длительном анаэробнозе происходит постепенное разрушение хлорофилла, особенно заметное в варианте с освещением. Через 20—30 дней в водорослях остается 60—70% хлорофилла,

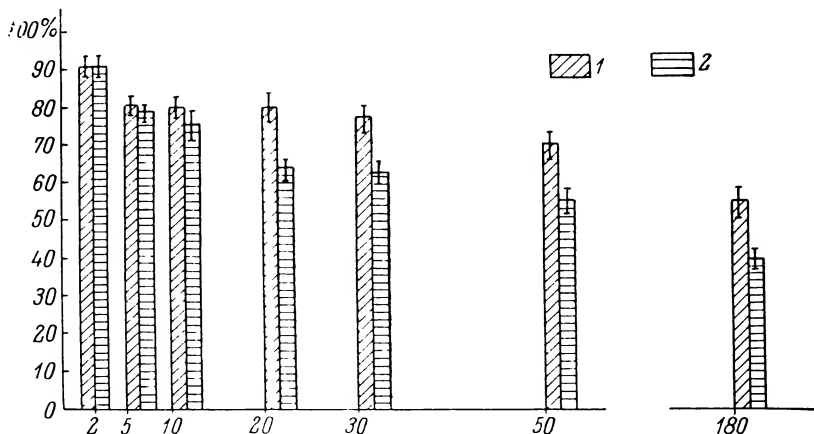


Рис. 1. Разрушение хлорофилла в пигментном аппарате синезеленых водорослей при длительном анаэробнозе.

По оси абсцисс — дни опыта; по оси ординат — содержание хлорофилла *a* в процентах от контрольного. 1 — темновой вариант; 2 — вариант с чередованием света и темноты.

а через 6 месяцев его содержание падает до 40—55%. В темновых вариантах снижение содержания хлорофилла происходит более медленно. Следовательно, пигментный аппарат в условиях анаэробноза в темноте сохраняет большую устойчивость, чем при действии света.

Поэтому необходимо было выяснить, в какой мере водоросли, выдержанные в условиях такой довольно высокой концентрации сероводорода,

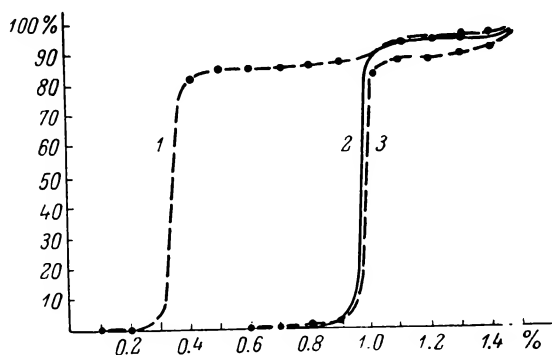


Рис. 2. Извлекаемость хлорофилла *a* смесью полярного и неполярного растворителей из водоросли *Nostoc* sp.

По оси абсцисс — концентрация спирта в петролейном эфире (в объемных процентах); по оси ординат — процент извлеченного хлорофилла, за 100% принималось полное извлечение хлорофилла ацетоном. 1 — контрольный вариант; 2 — анаэробноз—темнота; 3 — анаэробноз+свет. Анаэробноз в течение 3 суток. Концентрация H_2S — 0.3%.

способны возвратиться к нормальной жизнедеятельности. Для этого водоросли, которые в течение 50 суток находились в анаэробных условиях в темноте и на свету, переносились на свет; при этом плотные пробки сменялись на ватно-марлевые, менялась среда. Начало роста определялось визуально по появлению едва заметной зеленоватой пленки водорослей на дне сосудов. Рост водорослей обнаруживался во всех колбах, причем после темноты рост начинался на 15 дней раньше, чем в световых вариантах.

Таким образом, концентрация сероводорода в среде, равная 0.3%, не является

губительной для водорослей. Они не теряют своей способности к росту даже после 180-дневного пребывания в этих условиях в темноте. Однако отращивание водорослей в этом варианте начиналось не через 40, как в предыдущем, а только через 70 дней. Рост отмечался во всех колбах каждого варианта опыта. Это также подтверждает, что выбор оптимальной концентрации сероводорода для наших экспериментов был правильным.

Из приведенных графиков (рис. 2—5) видно, что у всех четырех видов водорослей кривые извлекаемости хлорофилла в контрольных вариантах имеют сходный характер. При изменении концентрации спирта от 0.1 до 0.5% количество извлеченного хлорофилла возрастает примерно до 60%. Увеличение содержания спирта в петролейном эфире до 0.9% не вызывает значительных изменений в извлекаемости хлорофилла. Дальнейшее повышение концентрации спирта всего на 0.1% (до 1.0%) приводит к резкому возрастанию извлекаемости хлорофилла (до 80—90%). Далее, по мере повышения концентрации спирта до 1.4%, извлекаемость хлорофилла постепенно увеличивается, достигая почти 100%. Остающаяся часть хлорофилла у некоторых водорослей извлекается только при действии полярного растворителя, что свидетельствует о неоднородности хлорофиллового комплекса (рис. 5).

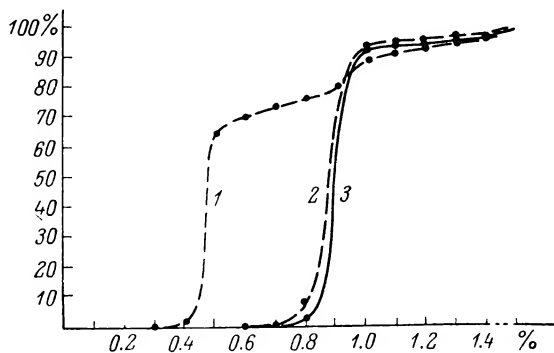


Рис. 3. Извлекаемость хлорофилла *a* смесью полярного и неполярного растворителей из водоросли *Phormidium uncinatum* (Ag.) Gom.

Обозначения те же, что на рис. 2.

Анализ кривых извлекаемости хлорофилла из водорослей, выдержанных в условиях анаэробнозиса, показывает, что началу экстракции соответствует концентрация 0.5—0.6% спирта в петролейном эфире, при этом извлечение идет труднее, чем в контрольных образцах, в которых начало экстракции отмечено при 0.1—0.2% спирта. Далее в опытных вариантах отмечается незначительное извлечение хлорофилла до концентрации спирта 0.8%; при дальнейшем возрастании концентрации

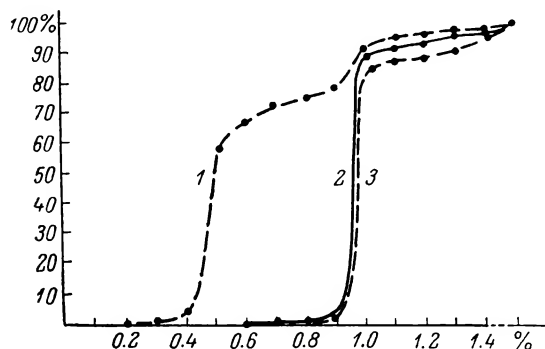


Рис. 4. Извлекаемость хлорофилла *a* смесью полярного и неполярного растворителей из водоросли *Phormidium autumnale* (Ag.) Gom.

Обозначения те же, что на рис. 2.

спирта до 1.0% происходит резкий подъем кривой до отметки 90—95% извлеченного хлорофилла.

Таким образом, кривую зависимости извлекаемости хлорофилла от содержания спирта в петролейном эфире можно условно разделить на 2 или в некоторых случаях на 3 участка с одной или соответственно двумя точками перегиба, что дает основание предположить наличие в синезеленых водорослях 2 или более форм хлорофилл-белково-липидного комплекса. Из одной формы комплекса извлечение хлорофилла

начинается при 0.2 и заканчивается при 0.8—0.9% спирта в петролейном эфире. Для извлечения хлорофилла из других форм комплекса требуются более высокие концентрации спирта.

Параллельно в тех же вариантах проводилась термическая обработка водорослей и определение времени растирания, необходимого для появления первых следов хлорофилла в чистом петролейном эфире, что позволило связать данные, полученные при различных физико-химических воздействиях.

Из данных табл. 2 видно, что начало извлечения хлорофилла различно у контрольных водорослей (1—2 минуты) и водорослей, которые в течение

ТАБЛИЦА 2

Влияние анаэробных условий на скорость появления хлорофилла в петролейно-эфирных экстрактах водорослей (навеска 500 мг сырых водорослей)

Вид водорослей	Контроль		Анаэробноз	
	свет --- темнота	темнота	свет + темнота	темнота
	время растирания, минуты			
<i>Nostoc</i> sp.	1.0	1.5	8.0	9.0
<i>Phormidium uncinatum</i>	2.0	1.0	15.0	16.0
<i>Phormidium autumnale</i>	1.5	2.0	12.0	14.0

3 суток выдерживались в среде, содержащей 0.3% сероводорода (8—16 минут).

Данные, полученные при термическом воздействии на клетки водорослей, с последующим определением времени растирания, необходимого для появления первых следов хлорофилла в петролейно-эфирном экстракте, вполне согласуются с результатами, полученными при постепенном разрушении пигментного комплекса возрастающими концентрациями спирта в петролейном эфире. Таким образом, независимо от способа воздействия на хлорофилл-белково-липоидный комплекс результат оказался принципно однозначным. До

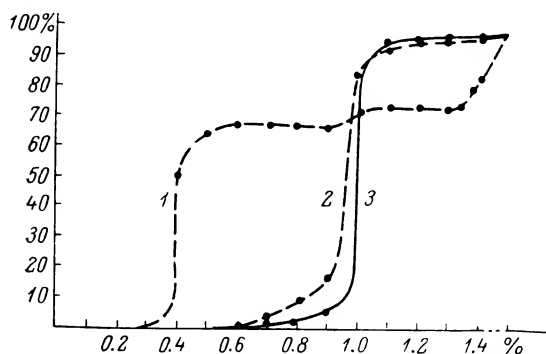


Рис. 5. Извлекаемость хлорофилла *a* смесью полярного и неполярного растворителей из водоросли *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk.

Обозначения те же, что на рис. 2.

появления следов хлорофилла нужно затратить больше времени на растирание, а концентрация спирта в петролейном эфире должна быть более высокая, чтобы извлечь хлорофилл из водорослей, выдержанных в условиях анаэробноза, по сравнению с водорослями, выращиваемыми при обычном газовом режиме среды.

Некоторые авторы указывают на существование коррелятивной связи между содержанием легкоизвлекаемой формы хлорофилла и фото-

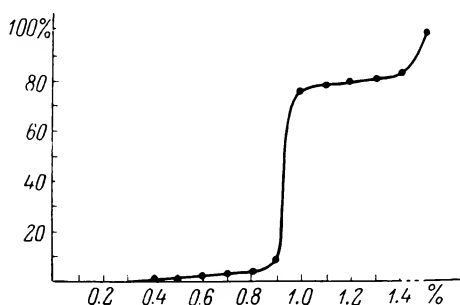
химической активностью (Судына, Голод, 1963; Махаринец, 1970).

Можно предположить, что в зимний период хлорофилл в клетках сине-зеленых водорослей находится в неактивном состоянии. Эта форма трудно извлекается органическими растворителями. В период активной вегетации одна часть хлорофилла (70—80%) находится в состоянии более активном и легко извлекается органическими растворителями, другая (20—30%) — трудноизвлекаемая, неактивная или менее активная.

О. П. Осипова (Осипова, Тимофеева, 1950) предположила, что белок хлоропластов в период жизнедеятельности растения претерпевает определенные структурные изменения окислительно-восстановительного порядка, отражающиеся на его способности связывать хлорофилл.

Результаты, полученные при изучении влияния длительного анаэробноза на синезеленые водоросли, в какой-то мере объясняют, что представляет собой хлорофилл, трудно извлекаемый органическими растворителями. Рис. 1, характеризующий степень разрушения хлорофилла в пигментном аппарате синезеленой водоросли *Nostoc* sp., свидетельствует о том, что в течение первых 2—4 суток содержание хлорофилла близко к исходному. Наши опыты по влиянию анаэробноза проводились с экспозицией

2—3 суток. Опыты показали, что нет заметного разрушения хлорофилла в этот период времени. Очевидно, что в условиях анаэробноз имеет место перестройка пигментного комплекса, когда легко извлекаемая форма переходит в состояние, из которого хлорофилл извлекается труднее. Более длительное выдерживание водорослей в анаэробных условиях приводит



к постепенному разрушению и этой последней формы хлорофилла.

Кривая извлекаемости хлорофилла смесью полярного и непо-

Рис. 6. Извлекаемость хлорофилла *a* смесью полярного и неполярного растворителей из водоросли *Nostos* sp. при длительном анаэробнозе. (Анаэробноз + темнота в течение 180 дней).

Обозначения те же, что на рис. 2.

лярного растворителей из водорослей, выдержанных в условиях длительного (180 дней) анаэробноз (рис. 6), идентична по форме кривым, представленным на рис. 2—5, но отличается от них по уровню плато, что свидетельствует о большей доле прочно связанного хлорофилла, извлекаемого ацетоном.

Проведенные исследования позволяют сделать следующие выводы: 1) хлорофилл *a* в исследованных синезеленых водорослях находится в двух различающихся физико-химических состояниях; 2) пигментный аппарат синезеленых водорослей активно реагирует на изменение газового режима среды обитания; при обычном составе газовой среды в клетках синезеленых водорослей обнаруживаются 2 формы хлорофилла, в анаэробных условиях отсутствует легкоизвлекаемая форма.

ЛИТЕРАТУРА

- Аллен М. Б. (1961). Сравнительная биохимия фотосинтетических реакций. Тр. V Международн. биохим. конгресса: 145—156. — Бажанова Н. В., Т. Г. Маслова, И. А. Попова, О. Ф. Попова, Д. И. Сапожников, З. М. Эйдельман. (1964). Пигменты пластид зеленых растений и методика их исследования. — Васильева И. И. (1965). Сезонные изменения состава синезеленых водорослей в природных озерах г. Якутска. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол.-мед. наук, 1, 4: 39—41. — Володин Б. Б. (1970). Взаимосвязь серы и фосфора в питании *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk. Гидробиол. ж., 6, 3: 59—66. — Гапоненко В. И. (1971). Обновление хлорофилла в фотосинтезирующем аппарате как физиологический процесс. В сб.: Проблемы биосинтеза хлорофиллов. — Годнев Т. Н., Я. П. Ляхнович. (1969). Влияние кислородного режима на состояние пигментов у некоторых водорослей. В кн.: Фотосинтез и питание растений. — Гусев М. В. (1966). Сравнительная физиология синезеленых водорослей. Успехи микробиологии, 3: 74—103. — Ерохин Ю. Е., О. А. Синегуб. (1970). О молекулярной организации пигментной системы пурпурных фотосинтезирующих бактерий. Молекулярн. биология, 4, 3: 401—410. — Заманская М. П., О. П. Осипова. (1947). О связи хлорофилла с белком. ДАН СССР, 57, 7: 705—706. — Квитко К. В. (1972). Генетические методы исследования структуры фотосинтетического аппарата. В сб.: Методы исследования структуры фотосинтетического аппарата. — Конев С. В., С. Л. Аксенов, Е. А. Черныцкий. (1970). В кн.: Кооперативные переходы белков в клетке. — Красновский А. А. (1969). Молекулярная организация пигментной системы фотосинтезирующих организмов; действие света. Тр. Международн. симпозиума «Продуктивность фотосинтезирующих систем». Часть II. Теоретические основы оптимизации фотосинтетической продуктивности. — Красновский А. А. (1970). Фотохимия хлорофилла и молекулярная организация пигментной системы организмов. В сб.: Функциональная биохимия клеточных структур. — Маслова Т. Г. (1958). К вопросу о состоянии хлорофилла в пластидах зеленых растений. Бот. ж., 43, 1: 103—106. — Махаринец С. Н. (1970). Состояние пигментной системы и фотохимическая активность хлоропластов озимой пшеницы. В сб.: Изучение фотосинтеза однолетних растений. — Меницкая И. М. (1970). Извлечение пигментов из синезеленых водорослей с помощью микропорошков из синтетических алмазов. Синтетич. алмазы, 2 (8): 77—79. — Опарин А. И., К. Б. Серебровская, Г. И. Лозовая. (1970). Сравнительное изучение сенсibiliзирующей активности хлорофилла и его аналогов в коацерватных системах. В сб.: Функциональная биохимия клеточных

структур. — О с и п о в а О. П., И. В. Т п м о ф е е в а. (1950). К вопросу о хлорофилл-белковом комплексе. ДАН СССР, 74, 5 : 979—981. — С а п о ж н и к о в Д. И. (1937). Влияние окислительно-восстановительных свойств среды на квантовый выход у серноцурпурных бактерий. Биохимия, 2, 2 : 181—197. — С а п о ж н и к о в Д. И. (1955). Физико-химические основы фототрофного тип питания. Автореф. дисс. — С а п о ж н и к о в Д. И., Т. Г. М а с л о в а. (1956). К вопросу о состоянии хлорофилла в листьях зеленых растений. Тр. БИН АН СССР, сер. IV. Экспер. бот., II : 97—115. — С а п о ж н и к о в Д. И., С. А. Ч е р н о м о р с к и й. (1960). Об извлекаемости хлорофилла из листьев смесью полярных и неполярных растворителей. Физиол. раст., 7, 6 : 660—664. — С и р е н к о Л. А. (1966). О прочности связи хлорофилла с белком у некоторых синезеленых водорослей. Уч. зап. Тартуск. унив., 185; Тр. по физиол. и биохим. растений, 2 : 420—426. — С и р е н к о Л. А. (1968). К методике культивирования синезеленых водорослей — возбудителей «цветения» воды. В сб.: «Цветение» воды. Судьина О. Г., М. Г. Голод. (1963). Фотохімічна активність хлорофілу та міцність хлорофіл-білково-ліпоїдного комплексу. Укр. бот. ж., 20, 5 : 3—11. — Шапошников В. Н., М. В. Гусев. (1964). Роль кислорода в жизнедеятельности некоторых синезеленых водорослей. В сб.: Биология синезеленых водорослей. — Шлык А. А. (1965). Метаболическое проявление гетерогенности хлорофилла в зеленом растении. В сб.: Метаболизм хлорофилла в зеленом растении. — Шлык А. А., А. А. Баранов. (1969). Гетерогенность и метаболизм пигментных фондов эвглены. ДАН СССР, 187, 1 : 197—200. — Шлык А. А., А. В. М а л а ш е в и ч. (1970). Ускорение образования хлорофилла *b* и стабилизация хлорофилла *a* при гидролизе белка хлоропластов трипсином. ДАН СССР, 194, 3 : 715—718. — Allen M. B., C. S. French, I. B. Brown. (1960). Native extractable forms of chlorophyll in various algae groups. In: Comparative biochemistry of photoactive systems. — Cho F. a. Govindjee. (1970). Low-temperature (4—77° K) spectroscopy *Anacystis*; temperature dependence of energy transfer efficiency. Biochim. Biophys. Acta, 216, 1 : 151—161. — Duysens L. N. M. (1951). Transfer of light energy within the pigment systems present in photosynthesizing cell. Nature, 168, 4274 : 548—550. — Emerson R. a. E. Rabinowitch. (1960). Red drop and role of auxiliary pigments in photosynthesis. Plant Physiol., 35 : 477—485. — Fay P. (1969). Cell differentiation and pigment composition in *Anabaena cylindrica*. Archiv Microbiol., 67, 1 : 62—70. — Frenkel A., H. Gaffron, E. N. Battley. (1950). Photosynthesis and photoreduction by blue-green alga (*Synechococcus elongatus* Näg.). Biol. Bull., 99, 2 : 157—162. — Gerhardt B. u. R. Santo. (1966). Photophosphorylierung in einem zellfreien system aus *Anacystis*. Zeitschr. Naturforsch., 214, 7 : 673—678. — Jones L. W. a. J. Myers. (1965). Pigment variations in *Anacystis nidulans* induced by light of selected wavelengths. J. Phycol., 1, 1 : 7—13. — Murata N., M. Nishimura, A. Takamija. (1966). Fluorescence of chlorophyll in photosynthetic systems. III. Emission bands of chlorophyll *a* and the energy transfer between two pigment systems. Biochim. Biophys. Acta, 126, 2 : 234—243. — Shimony M. C., J. Spencer, Govindjee. (1967). Spectral characteristics of *Anacystis* particles. Photosynthetica, 1, 1—2 : 113—125. — Weaver E. C. (1970). New light-induced EPR signal in *Anacystis nidulans*. Nature, 226, 5241 : 183—184. — Wolk C. P., R. D. Simon. (1969). Pigments and lipids of heterocysts. Planta, 86, 1 : 92—97.

Киевский
государственный университет
им. Т. Г. Шевченко.

Получено 30 VII 1973.

S U M M A R Y

The article presents data on the state of chlorophyll in the cells of four species of blue-green algae : *Nostoc* sp., *Phormidium uncinatum* (Ag.) Gom., *Phormidium autumnale* (Ag.) Gom., *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk.

It has been shown that chlorophyll *a* in the blue-green algae investigated was present in several forms, which differed in their physical and chemical state.

This manifested itself most clearly in the reaction to the effect of anaerobic conditions.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 58.08 : 31 : 631.175 : 633.2 : 581.524.44

Н. Ф. Храмцова

СТАТИСТИЧЕСКИЙ МЕТОД ОПРЕДЕЛЕНИЯ БИОПРОДУКТИВНОСТИ ТРАВЯНЫХ ЦЕНОЗОВ

N. F. KHRAMTSOVA. A STATISTIC METHOD OF DETERMINATION
OF GRASS COENOSSES BIOPRODUCTIVITY

Статистический метод определения БП травянистых ценозов заключается в определении численности побегов на единицу площади основных (по возможности всех) видов и выявлении максимальной продуктивности их популяций, поскольку БП ценоза — это сумма максимальной продуктивности отдельных его компонентов. Продуктивность генеративных и вегетативных побегов определяется отдельно и не по 1 экземпляру, а пробями от 5 до 100 побегов в пробе в зависимости от их размеров и варьирования. Площадь подсчета для разных видов — разная. Она должна соответствовать площади выявления вида, удобно при этом пользоваться коэффициентом вариации. В качестве примера определена БП альпийского луга, для определения его БП с точностью $\pm 10\%$ достаточно из 47 имеющихся в ценозе видов подсчитать побеги и определить БП у 10 видов, с точностью $\pm 5\%$ — у 14 видов. Статистический метод облегчает определение и семенной продуктивности, а также позволяет с наименьшей трудоемкостью и высокой точностью установить изменение БП вида по сезону, в разные годы и в разных условиях.

В Тебердинском заповеднике с 1967 г. проводится изучение биопродуктивности (БП) горно-луговых ценозов. Исследования ведутся на стационарных площадках по высотно-экологическому профилю от 1330 до 3000 м над ур. м. В связи с тем что методика определения биопродуктивности еще не была достаточно разработана (Работнов, 1966), основное внимание было обращено на апробирование имеющихся методов и разработку новой методики.

Известно, что один и тот же урожай луга может быть получен при совершенно различном сочетании видов. Чтобы понять закономерности сложения БП ценоза, нужно прежде всего определить БП отдельных видов, изучить сезонную динамику их урожайности и разногодичную изменчивость, так как, не изучив составных частей, нельзя познать и целое.

Сначала мы пытались определить БП отдельных видов обычными укосными способами — закладывали площадки 25×25 см, срезали травостой, разбирали его по видам, сушили, а затем взвешивали каждый вид в отдельности. Но, несмотря на 40—60-кратную повторность, данные по массе отдельных видов получились недостаточно точными. В 1968—1969 гг. мы определяли динамику урожайности и БП уже на постоянных площадках размером 1 м^2 , но в связи с большой трудоемкостью только в 6-кратной повторности. Укосы брали 4 раза за сезон и тоже разбирали по видам. Но и этот метод оказался неприемлемым, так как довольно часто варьирование отдельных видов от площадки к площадке было значительно большим, чем изменение этих видов по сезону, и ни о какой достоверности их

изменений не могло быть и речи. Кроме того, в условиях заповедника изучение сезонной динамики урожайности на одних и тех же площадках не может показать разногодичную изменчивость отдельных видов по сезону, так как скашивание оказывает на заповедные луга значительно большее влияние, чем изменение метеорологических условий в разные годы. Нельзя было согласиться и с тем, чтобы принять за БП ценоза максимальный урожай, полученный при изучении динамики накопления фитомассы в целом. Эта урожайность не отражает ни максимальной, ни тем более полной (абсолютной) продуктивности ценоза. У некоторых видов к моменту снятия максимального укоса вегетативная масса может полностью отмереть (ранневесенние растения), у других максимальный урожай приходится на более позднее время (осеннецветущие виды). Годичная (сезонная) продуктивность надземной массы фитоценоза всегда больше, чем его максимальный (разовый) урожай.

Проведенные исследования показали, что укосные методы не дают возможности определить ни сезонную, ни разногодичную изменчивость отдельных видов вследствие чрезвычайной трудоемкости этих методов для получения статистически точных данных. Выявить же закономерности видового сложения и БП чрезвычайно сложных естественных растительных сообществ, чутко реагирующих на малейшее изменение среды и погодных условий, можно только статистическими методами, ибо только они могут отделить случайное от закономерного.

В основу разрабатываемого метода был положен метод В. Б. Сочавы, В. В. Липатовой и А. А. Горшковой (1962), но эмпирическая модель была заменена статистической моделью — высчитанной с достаточной точностью средней численностью отдельных видов в изучаемом ценозе на единицу площади. За БП ценоза была принята сумма максимальной продуктивности его компонентов (надземной массы, семян, корневой системы и др.), а БП надземной массы — сумма максимальной продуктивности отдельных видов (Сочава и др., 1962), несмотря на то что максимальный вес особей не всегда характеризует полную продуктивность вида (Голубев, 1963; Понятовская и др., 1970). Вероятно, следует различать два понятия: **а б с о л ю т н а я** продуктивность — продуктивность надземной массы за весь вегетационный сезон (Голубев, 1963) и **м а к с и м а л ь н а я** продуктивность — биомасса, которую продуцирует вид в период максимального ее накопления. При наших исследованиях мы определяли максимальную продуктивность, а не абсолютную.

Статистический метод определения БП травяного ценоза заключается в определении численности (экземплярной насыщенности, числового обилия) основных (по возможности всех) видов и выявлении максимальной продуктивности их популяций, а также и других компонентов ценоза. При разработке этого метода мы старались избегать любых субъективных (глазомерных) показателей, все данные связаны с мерой и весом.

Экземплярная насыщенность

Экземплярная насыщенность видов определяется числом особей на единицу площади. Но поскольку само понятие «особь» для разных видов весьма различно (у одних видов за особь принимается отдельное растение, у других — побег, у третьих — лист) и часто нет четкости в их разграничении, то, чтобы избежать субъективной оценки в выявлении особей, у всех видов за единицу подсчета принимался побег.

При этом оказалось, что численность побегов на единицу площади является существенно важным, значимым признаком при характеристике групп ассоциаций. Между ассоциациями одной и той же группы разница в численности побегов статистически недостоверна. Эта закономерность была нами обнаружена при изучении грузинскомятликовых лугов Кавказского заповедника (Храмцова, 1961) и подтверждена при изучении пестрокостровых лугов в Тебердинском заповеднике (табл. 1). В связи с этим

ТАБЛИЦА 1

Численность побегов в разных группах ассоциаций грузинскомятликовой и пестроострововой формаций

Группа ассоциаций	Ассоциация	Высота над ур. м., м	Экспозиция склона	Число побегов на 1 м ² M ± m	t между	
					ассоциациями	группами ассоциаций
Стационар Бамбак (Кавказский госзаповедник)						
I	Высокотравная разнотравно-грузинскомятликовая	1230	ЮЗ	586 ± 53	0.24	4.31
	То же	1950	СЗ	603 ± 49		
II	Разнотравно-тростниковидно-вейниково-грузинскомятликовая	1950	СЗ	913 ± 48	0.79	4.40
	Разнотравно-грузинскомятликовая	2035	З	969 ± 53		
III	Осоково-щучково-грузинскомятликовая	2235	З	1440 ± 93	2.81	4.40
	Приземистоовсянищево-щучково-грузинскомятликовая	2330	В	1988 ± 171		
Стационар М. Хатипара (Тебердинский заповедник)						
I	Разнотравно-мелкоосоково-пестроостровая	2350	ЮВ	3008 ± 100	1.33	3.59
	То же	2550	ЮВ	2832 ± 86		
II	Остролодочниково-мелкоосоково-пестроостровая	2550	ЮВ	3492 ± 163	3.23	3.23
III	Ветреницево-мелкоосоково-пестроостровая	2750	ЮВ	4342 ± 207		

статистические модели можно строить для целых групп ассоциаций. Это позволит полученные данные распространить на большие площади.

Численность побегов может быть определена различными способами: непосредственным подсчетом побегов на единицу площади, подсчетом числа растений и определением среднего числа побегов на одно растение и методом расстояний, подробно изложенным в книге В. И. Василевича (1969). Метод расстояний пригоден для определения численности особей у четко разграниченных особей, а также для редких видов, у которых субъективная ошибка при определении центра особи не будет иметь существенного значения. При наших исследованиях численность определялась непосредственным подсчетом числа побегов на строго ограниченной площадке, но для некоторых видов также и методом расстояний, в обоих случаях данные подсчетов для стержнекорневых растений у нас полностью совпали.

Если площадка временная (одноразовая), то на поверхность почвы накладывается и закрепляется по углам рамка, внутри которой и проводится подсчет. Это удобно делать, одновременно срезая побеги для изучения их продуктивности, так как при этом не выпадают из поля зрения даже самые маленькие экземпляры. Постоянные площадки отделены друг от друга колышками, между которыми натягивается капроновый шнур. Это дает возможность проводить подсчет ежегодно, строго на одной и той же площади.

Все виды побегов, отличающиеся продуктивностью (генеративные, вегетативные удлиненные, вегетативные укороченные и др.), подсчитываются отдельно.

Размер учетной площади не только для разных видов, но даже разных побегов одного и того же вида разный. Это связано с основным требованием при составлении выборок, по которому выборка должна правильно отражать все характерные особенности генеральной совокупности и в ней

должны быть представлены все возможные значения изучаемых величин в тех же пропорциях и с теми же относительными частотами, что и в генеральной совокупности. Согласно определению В. Н. Сукачева (1957) и Е. М. Лавренко (1959) «Под фитоценозом, или растительным сообществом, понимается всякая конкретная растительность, на известном пространстве однородная по составу, синузальной структуре, сложению и характеру взаимодействий между растениями и между ними и средой». Исходя из этого определения следует, что большинство видов в ценозе распределены равномерно, однако расстояния между особями отдельных видов (или их группами) могут быть разными. Например, борщевик или чемерица могут быть равномерно рассеяны по ценозу, но расстояния между их особями могут измеряться в метрах, в то время как для более мелких видов — в дециметрах и сантиметрах.

У большинства видов в ценозе наблюдается определенная устойчивость постоянства встречаемости; распределение их подчиняется нормальному или близкому к нему закону со сравнительно небольшой дисперсией. Это подтверждается и статистически, если провести подсчеты на площадках разного размера. Дисперсии разных видов, а следовательно, и коэффициенты их вариации в зависимости от площади учетных делянок резко различны (табл. 2). Это показывает, что нельзя проводить учеты на сколько угодно малых площадках. Размер учетной площадки должен соответствовать площади выявления вида. Площадь выявления — это наименьшая площадь, на которой изучаемый вид распределен так же, как и по всей площади ценоза. При определении площади выявления вида удобно пользоваться коэффициентом вариации; с увеличением размера учетной площади коэффициент вариации уменьшается (табл. 2), поэтому при определении площади выявления для всех видов следует принять какой-то определенный коэффициент вариации. По-видимому, его можно принять равным до 50%, так как при этом нет опасений, что распределение не будет подчиняться закону нормального распределения. Допустим, что мы приняли его равным 30—35%. При этом условии в разнотравно-пестрокопровой ассоциации (табл. 2) для вегетативных побегов *Bromus variegatus* Bieb. и *Pulsatilla violacea* Rupr. достаточна площадь 0.5 м², а для генеративных побегов *Bromus variegatus* необходима площадь 2 м². Для таких же крупных растений, как чемерица, борщевик и т. п. площадь выявления, по-видимому, будет порядка 100 м², а возможно и больше. Следовательно, чем крупнее растение и чем неравномернее оно распределено, тем площадь подсчета должна быть больше.

ТАБЛИЦА 2

В а р ь и р о в а н и е ч и с л е н н о с т и п о б е г о в н а п л о щ а д и 1 м²
в з а в и с и м о с т и о т п л о щ а д и у ч е т н ы х д е л ь а н о к

Вид	Год	Вид побегов	Sm ²	n	M	σ	V, %	m	p, %
<i>Bromus variegatus</i>	1968	Генера- тивный	0.25	80	52.0	33.2	63.8	3.72	7.1
			0.50	40	52.0	25.8	49.6	4.08	7.8
			1.00	20	52.0	21.1	40.6	4.72	9.1
			2.00	10	52.0	16.6	31.9	5.26	10.1
То же	1970	Вегета- тивный	0.25	28	165.6	140.6	84.8	26.56	16.0
			0.50	14	165.6	50.4	30.4	13.48	8.1
			1.00	7	165.6	46.4	28.0	17.51	10.6
<i>Pulsatilla violacea</i>	1970	»	0.25	28	37.0	18.92	51.4	3.56	9.7
			0.50	14	37.0	13.26	35.8	3.54	9.6
			1.00	7	37.0	10.00	27.0	3.77	10.2

Относительная ошибка средней (точность подсчета) для наиболее распространенных видов может быть принята $\pm 10\%$, для менее распространенных можно ограничиться $\pm 20\%$ и более, если этот вид не является специальным объектом изучения, так как на общую численность и продуктивность редкие виды (и ошибка их средней) не оказывают влия-

ния. Неудобством статистического метода является то, что не всегда в полевых условиях можно обработать материал и определить необходимое число площадок для достижения заданной точности подсчета. При наших исследованиях не составило бы большого труда подсчитать число вегетативных побегов остролодочника и клевера многолистного на площадках большего размера и с большей повторностью, если бы в полевых условиях был обработан материал. Но поскольку это не было сделано, то ошибка средней при определении численности бобовых довольно велика.

Общая численность побегов изучаемых ценозов изменяется в разные годы в пределах случайной ошибки. На разнотравно-пестрокопцовом субальпийском лугу (2350 м над ур. м.) среднее число побегов на площадках 0.25 м^2 составило: в 1968 г. — 759 ($n = 7$), в 1969 г. — 751 ($n = 7$), в 1970 г. — 758 ($n = 8$). Поскольку эти площадки одноразовые (каждый год на новом месте) и разница между средними незначима, их можно принять за один вариационный ряд и определить численность побегов с еще большей точностью. В нашем примере она составила 755 ± 25 , т. е. $p = 3.3\%$. Это связано с тем, что основную массу побегов составляли вегетативные, достоверного изменения численности которых в разные годы у большинства видов обнаружить не удалось, может быть, в связи с коротким (трехлетним) периодом наблюдений. Поэтому для определения общей численности побегов изучаемых нами групп ассоциаций и численности вегетативных побегов многих видов не имеет значения, проводились ли подсчеты побегов в один год или в разные годы. И если численность побегов была определена с недостаточной точностью, то на следующий год число площадок может быть дополнено новыми подсчетами. Опыт подсказывает, что в качестве контроля следует иметь несколько небольших постоянных площадок, на которых подсчеты вегетативных побегов проводятся ежегодно. В случае обнаружения разницы в числе побегов того или иного вида подсчеты должны быть проведены с большей повторностью, чтобы определить достоверность этого изменения. Если же изменений не обнаружено, то при определении БП вида принимается средняя численность побегов за прошлые годы.

Численность генеративных побегов подвержена большей изменчивости, чем вегетативных. Например: у костра пестрого на 1 м^2 в среднем насчитывалось в 1968 г. 52.2 ± 4.6 , в 1969 г. — 46.3 ± 4.4 , в 1970 г. — 6.5 ± 0.8 , в 1971 г. — 33.7 ± 2.8 побега, поэтому генеративные побеги нужно считать ежегодно на строго определенных площадках.

Определение численности побегов для ценоза в целом можно проводить двумя способами: непосредственным подсчетом всех побегов на небольших площадках или путем сложения численности отдельных видов, определенных на площадках разного размера для разных видов и с разной повторностью. При этом ошибка средней определяется по формуле стандартной ошибки суммы средних (Урбах, 1964): $\varepsilon_{m_1+m_2} = \sqrt{m_1^2 + m_2^2}$.

Сравнивая полученные этими методами данные, легко убедиться, что разница в численности побегов, определенной разными методами, очень незначительна: общее число побегов, определенное на площадках 0.25 м^2 , и сумма побегов отдельных видов, определенная на площадках разного размера (от 0.5 до 5 м^2), к тому же с разной повторностью (от 5 до 52), оказались одинаковыми. Следовательно, при определении статистически достоверного среднего числа побегов на единицу площади для разных видов число побегов можно определять на площадках разного размера, но чтобы выборка была репрезентативной, размер учетной площадки должен соответствовать площади выявления вида. Подсчет побегов на площадках разного размера значительно упрощает и облегчает работу. Не составит большого труда подсчитать крупные растения на легко обозримых (шириной $0.5\text{—}1 \text{ м}$) длинных ($5\text{—}10 \text{ м}$) площадках и безусловно гораздо легче подсчитать мелкие растения на маленьких деланках, чем на больших.

Определение максимальной продуктивности видов

Статистический метод предлагает определение БП надземной массы отдельных видов проводить в полевых условиях не на единицу площади, как это делается укосными методами, а на побег. У всех видов побегов, резко отличающихся по своей биомассе, продуктивности, так же как и численности, определяется отдельно. Растения при этом взвешиваются не по одному экземпляру, а по несколько: мелкие виды по 50—100, более крупные — по 5—10. Безусловно, вес отдельных побегов зависит от микроклиматических и почвенных условий, от соседства с другими видами, возраста растений, их фенофазного состояния и многих других моментов, но средняя продуктивность их для одних и тех же групп ассоциаций и условий произрастания будет одинаковой. Для взвешивания растения отбираются подряд, без выбора. Число побегов в пробе и повторность их для разных видов разные. Чем большая изменчивость наблюдается в индивидуальной продуктивности побегов, тем больше должно быть

ТАБЛИЦА 3

Продуктивность генеративных побегов *Anemone speciosa* в ветреницево-мелкоосоково-пестроостровой ассоциации (1969 г., 2750 м над ур. м., ЮВ склов)

Дата	Вес 10 побегов	
	$M \pm m$	t
11 VI	1.08 ± 0.03	6.2
20 VII	1.39 ± 0.04	
30 VI	1.35 ± 0.03	0.26
8 VIII	1.33 ± 0.07	

экземпляров в пробе. Проба должна как можно полнее характеризовать популяцию вида. Опыт показал, что у растений средней величины взятие проб по 10 экземпляров в 10-кратной повторности обеспечивает ошибку средней часто ниже $\pm 5\%$. Увеличение числа побегов в пробе или увеличение повторности до 20 уменьшает ошибку определения продуктивности до 2—3%. Но для видов малого размера желательно брать большее число экземпляров в пробе (50—100), чтобы уменьшить систематическую ошибку при взвешивании. Таким образом, для определения продуктивности вида достаточно сделать 20—30 взвешиваний (а часто и меньше) — 10 проб для вегетативных, 10 — для генеративных, иногда 10 — для ювениль-

ных. При определении продуктивности вида путем взвешивания каждого экземпляра, как показали исследования Н. П. Дружининой (1968), необходимо взвесить от 114 до 413 экземпляров растений каждого вида. Кроме трудоемкости работ (помимо взвешивания на сбор и упаковку каждого экземпляра) при этом будет большая систематическая ошибка при взвешивании.

Этот метод чрезвычайно удобен при изучении динамики накопления массы отдельных видов и уточнении срока их максимальной продуктивности в течение вегетационного периода, так как при этом можно изучать динамику накопления фитомассы на однородном материале с одинаковым числом побегов и даже с одной и той же повторностью; при укосном же способе, как например получилось при наших исследованиях, в фазе вегетации для некоторых видов была получена большая масса, чем при взятии укоса в фазе колошения. Это, конечно, связано с разным числом особей на учетных площадках. В качестве примера можно проследить динамику нарастания массы генеративных побегов у ветреницы *Anemone speciosa* (табл. 3). Как видно, даже недельного срока достаточно для установления достоверной разницы в продуктивности побегов, т. е. для определения срока окончания их роста.

Но не только зеленая часть побегов входит в состав БМ ценоза. Часть побега находится в почве, так как корневая система у большинства видов начинается не у поверхности почвы, а несколько глубже. Определять массу побегов, находящихся под землей, одновременно с определением зеленой массы неудобно для исследователя и не только потому, что для их определения потребуется больше времени, так как придется выдерги-

вать или подкапывать растения, но и потому, что затруднит в дальнейшем нахождение хозяйственной продуктивности. Хозяйственная продуктивность определяется путем вычитания из общей биомассы вида или ценоза массы растений, приходящейся на отрезок от поверхности почвы до высоты 3—5 см, т. е. до высоты стравливания или скашивания. Удобнее поэтому определять подземную часть побега отдельно (тем более что она в большинстве случаев не является приростом одного года), а затем суммировать их массу с общей биомассой надземных побегов, определив ошибку средней по формуле стандартной ошибки суммы средних значений (см. выше). Для *Bromus variegatus* нами была определена масса подземной части побегов. Четырех проб по 50 побегов в каждой пробе оказалось достаточно для определения их массы с точностью $\pm 7.4\%$. При этом оказалось, что подземная часть генеративных побегов костра пестрого в разнотравно-пестрокостровой ассоциации (2350 м над ур. м.) составляет 40.8% массы побегов, находящихся над поверхностью почвы. В качестве примера определим общую биомассу 100 побегов костра пестрого (в граммах):

Определение надземной биомассы ценоза

БП надземной части побегов $= 30.1 \pm 1.8$, $p = 5.7\%$.

БП подземной части побегов $= 12.38 \pm 0.92$, $p = 7.4\%$.

БП $= 30.1 + 12.38 \pm \sqrt{1.8^2 + 0.92^2} = 42.48 \pm 2.02$, $p = 4.7\%$.

Определив число побегов отдельных видов на единицу площади в изучаемом ценозе и продуктивность побегов, легко высчитать биомассу как отдельных видов на единицу площади в данном ценозе, так и продуктивность ценоза в целом, используя при этом формулу нахождения сложных средних при независимом варьировании признаков (Урбах, 1964; Дмитриев, 1972) и допустив, что изменение численности побегов происходит независимо от разнородичной изменчивости их продуктивности:

$$БП_{\text{вида}} = M_{\text{пр}} \times M_{\text{числ}} \pm \sqrt{(M_{\text{пр}} \times m_{\text{числ}})^2 + (M_{\text{числ}} \times m_{\text{пр}})^2}.$$

В качестве примера определим БП надземной массы ветреницево-бобово-мелкоосоково-пестрокострового луга. В табл. 4 представлена статистическая модель луга, в табл. 5 дана максимальная продуктивность побегов в 1971 г. Чтобы избежать округлений и множества нулей после запятой, следует подсчеты проводить в кг/га. Нетрудно убедиться, что для этого следует лишь число побегов на 1 м² умножить на продуктивность не одного побега, а десяти $\left(БП \text{ г/м}^2 \cdot \frac{10\,000}{1000} = БП \text{ кг/га}\right)$.

Определим БП костра пестрого: число генеративных побегов на 1 м² $= 5.0 \pm 0.48$, продуктивность 10 генеративных побегов $= 2.08 \pm 0.10$. БП генеративных побегов $= 5.0 \times 2.08 \pm \sqrt{(5.0 \times 0.1)^2 + (2.08 \times 0.48)^2} = 10.4 \pm 1.12$ кг/га.

Число вегетативных побегов на 1 м² $= 332.4 \pm 37.8$, продуктивность 10 вегетативных побегов $= 0.45 \pm 0.21$. БМ вегетативных побегов $= 332.4 \times 0.45 \pm \sqrt{(332.4 \times 0.21)^2 + (0.45 \times 37.8)^2} = 149.58 \pm 18.4$ кг/га. БП костра пестрого $= БП \text{ генеративная} + БП \text{ вегетативная} = 10.4 + 149.58 \pm \sqrt{1.1^2 + 18.4^2} = 159.98 \pm 18.4$ кг/га.

Таким же образом определяем БП всех видов. Суммировав затем БП видов и найдя ошибку их суммы, получим БП надземной массы ценоза с точностью $\pm 5.1\%$ (табл. 6).

Анализируя таблицы, видим, что в изучаемом ценозе насчитывается на 1 м² 4343 ± 206 побегов ($p = 4.8\%$), максимальная продуктивность надземной массы ценоза составила в 1971 г. 14.07 ± 0.72 ц/га ($p = 5.1\%$) сухой массы. Но из 47 видов, отмеченных в данном ценозе, 90% всей массы и 94.65% всех побегов приходится на долю всего лишь 10 видов. Следовательно, если требуется определить БП ценоза с точностью

ТАБЛИЦА 4

Численность побегов отдельных видов
ветреницево-бобово-мелкоосоково-пестрострострового
луга (М. Хатипара, 2750 м над ур. м., ю.-в. склон)

Вид	Число побегов на 1 м ²				Процент к общему числу
	генеративных $M \pm m$	вегетативных $M \pm m$	всего $M \pm m$	$P, \%$	
<i>Avenastrum asiaticum</i> Ro- shev.	2.3±0.2	184.8±14.2	187.1±14.2	22.3	4.31
<i>Bromus variegatus</i> Bieb.	5.0±0.5	332.4±37.4	337.4±37.4	11.2	7.77
<i>Festuca supina</i> Schur	11.9±1.3	1584.0±144.3	1595.9±144.3	9.0	36.74
<i>Carex meinshauseniana</i> V. Krecz.	29.7±3.2	1124.0±100.0	1153.7±100.0	8.7	26.64
<i>Luzula spicata</i> DC.	3.4±0.5	—	3.4±0.5	14.7	0.08
<i>Oxytropis kubanensis</i> Lesk.	5.5±0.8	140.0±38.0	145.5±38.0	26.1	3.35
<i>Trifolium polyphyllum</i> C. A. Mey.	0.8±1.2	241.2±70.0	242.0±70.0	28.9	5.56
<i>Alchimilla caucasica</i> Bus.	1.0±0.2	9.1±1.3	10.1±1.3	12.9	0.23
<i>Anemone speciosa</i> Adam	35.0±3.4	14.7±2.0	49.7±3.9	7.8	1.14
<i>Anthemis rudolphiana</i> Adam	—	6.1±1.3	6.1±1.3	21.3	0.14
<i>Aster alpinus</i> L.	1.9±0.2	37.5±8.5	39.4±8.5	21.6	0.90
<i>Campanula biebersteinia-</i> <i>na</i> Roem. et Schult.	10.3±1.2	51.4±9.8	61.7±9.9	16.0	1.42
<i>C. collina</i> Bieb.	0.4±0.1	74.8±9.0	75.2±9.0	12.0	1.73
<i>Carum caucasicum</i> Boiss.	1.6±0.3	13.1±1.4	14.7±1.4	9.5	0.34
<i>Eritrichium caucasicum</i> Grossh.	4.9±0.6	10.0±0.7	14.9±0.9	6.0	0.34
<i>Euphrasia petiolaris</i> Wettst.	8.5±1.4	—	8.5±1.4	16.5	0.19
<i>Fritillaria lutea</i> Mill.	—	1.0±0.2	1.0±0.2	20.0	0.02
<i>Gentiana biebersteinii</i> Bun- ge	4.1±0.5	—	4.1±0.5	12.2	0.09
<i>G. djimilensis</i> C. Koch	8.2±0.8	157.2±22.9	165.4±22.9	13.8	3.80
<i>Minuartia caucasica</i> (Adam) Mattf.	18.9±2.3	153.2±53.3	172.1±53.4	31.0	3.96
<i>Pedicularis condensata</i> Bieb.	0.4±0.1	5.5±0.5	5.9±0.5	8.5	0.13
<i>Polygonum carneum</i> C. Koch	1.3±0.2	6.1±0.5	7.4±0.5	6.7	0.17
<i>Potentilla crantzii</i> Beck.	1.8±0.4	16.5±2.7	18.3±2.7	14.7	0.42
<i>Primula algida</i> Adam	1.4±0.2	5.1±0.5	6.5±0.5	7.7	0.15
<i>P. ruprechtii</i> Kusn.	1.3±0.3	3.1±0.7	4.4±0.8	18.2	0.10
<i>Aetheopappus pulcherri-</i> <i>mus</i> (W.) Boiss.	—	4.7±0.8	4.7±0.8	17.0	0.11
<i>Taraxacum stevenii</i> DC.	—	0.6±0.1	0.6±0.1	16.7	0.01
<i>Valeriana alpestris</i> Stev.	—	2.0±0.5	2.0±0.5	25.0	0.05
<i>Veronica gentianoides</i> Vahl	0.3±0.1	4.8±0.4	5.1±0.4	7.8	0.12
Всего	160±6.0	4183±207	4343±206	4.7	100

±10%, то достаточно подсчитать число побегов и определить продуктивность всего лишь (в данном случае) у 10 видов (в таблице они отмечены звездочкой). Если необходимо определить БП ценоза с точностью ±5%, то достаточно определить численность и продуктивность у 14 видов (в таблице дополнительные четыре вида отмечены двумя звездочками), так как они составляют 95.18% всей массы и 97.81% числа всех побегов. Роль остальных видов в ценозе слишком мала и их биомасса и численность находятся в пределах случайной ошибки.

Определение семенной продуктивности

Статистический метод значительно упрощает и определение семенной продуктивности отдельных видов в ценозе. При определении семенной продуктивности число генеративных побегов подсчитывается дважды за сезон: в период массового цветения и при созревании семян. При вто-

ТАБЛИЦА 5

Максимальная продуктивность отдельных видов ветреницево-бобово-мелкоосоково-пестрокострового луга в 1971 году (М. Хатипара, 2750 м над ур. м., ю.-в. склон)

Вид	Вес побегов, г							
	генеративных				вегетативных			
	число побегов в пробе	n проб	$M \pm m$	p, %	число побегов в пробе	n проб	$M \pm m$	p, %
<i>Avenastrum asiaticum</i> Roshev.	10	10	1.58 ± 0.071	4.5	20	6	0.36 ± 0.025	6.5
<i>Bromus variegatus</i> Bieb.	10	8	2.08 ± 0.101	4.9	20	8	0.90 ± 0.042	4.7
<i>Festuca supina</i> Schur	10	33	0.22 ± 0.006	2.7	100	8	0.96 ± 0.050	5.5
<i>Carex meinshauseniana</i> V. Krecz.	—	—	—	—	50	5	1.86 ± 0.077	4.1
<i>Luzula spicata</i> DC.	10	7	0.75 ± 0.016	2.1	—	—	—	—
<i>Oxytropis kubanensis</i> Lesk.	10	19	1.26 ± 0.033	2.6	25	10	2.67 ± 0.291	10.9
<i>Trifolium polyphyllum</i> C. A. Mey.	10	7	1.04 ± 0.036	3.5	50	10	1.74 ± 0.139	8.0
<i>Alchimilla caucasica</i> Bus.	20	9	0.67 ± 0.011	1.6	10	4	0.68 ± 0.025	3.7
<i>Anemone speciosa</i> Adam	10	10	1.20 ± 0.047	3.9	10	17	5.36 ± 0.210	3.9
<i>Anthemis rudolphiana</i> Adam	10	8	1.17 ± 0.037	3.1	20	10	1.75 ± 0.104	5.9
<i>Aster alpinus</i> L.	10	15	1.07 ± 0.031	2.9	20	10	0.65 ± 0.038	5.8
<i>Campanula biebersteiniana</i> Roem. et Schult.	20	6	1.27 ± 0.037	2.9	10	5	0.88 ± 0.044	5.0
<i>C. collina</i> Bieb.	—	—	—	—	10	7	0.34 ± 0.011	3.2
<i>Carum caucasicum</i> Boiss.	5	7	0.96 ± 0.065	6.8	10	5	1.21 ± 0.089	7.3
<i>Eritrichium caucasicum</i> Grossh.	10	15	0.52 ± 0.016	3.1	10	5	0.25 ± 0.015	6.0
<i>Euphrasia petiolaris</i> Wettst.	20	11	0.27 ± 0.007	2.6	—	—	—	—
<i>Fritillaria lutea</i> Mill.	10	18	0.52 ± 0.008	1.5	10	10	0.35 ± 0.027	7.1
<i>Gentiana biebersteinii</i> Bunge	10	10	0.59 ± 0.031	5.2	—	—	—	—
<i>G. djimilensis</i> C. Koch	25	6	0.67 ± 0.040	6.0	25	10	0.60 ± 0.039	6.5
<i>Minuartia caucasica</i> Mattf.	20	8	0.57 ± 0.009	1.6	100	10	1.75 ± 0.046	2.6
<i>Polygonum carneum</i> C. Koch	10	15	3.22 ± 0.094	2.9	10	6	0.41 ± 0.024	5.8
<i>Potentilla crantzii</i> Beck.	10	9	0.70 ± 0.016	2.3	20	5	2.35 ± 0.116	4.9
<i>Primula algida</i> Adam	10	6	0.58 ± 0.030	5.2	10	10	0.83 ± 0.041	4.9
<i>P. ruprechtii</i> Kusn.	10	10	1.60 ± 0.085	5.3	5	20	2.58 ± 0.092	3.6
<i>Aetheopappus pulcherrimus</i> (W.) Boiss.	—	—	—	—	10	10	1.78 ± 0.183	10.3
<i>Taraxacum stevenii</i> DC.	10	11	1.32 ± 0.050	4.1	10	6	1.78 ± 0.105	6.0
<i>Valeriana alpestris</i> Stev.	—	—	—	—	20	10	1.37 ± 0.076	5.5
<i>Veronica gentianoides</i> Vahl	—	—	—	—	10	10	0.94 ± 0.061	6.5

ром подсчете достаточно бывает определить численность побегов с семенами на 10—15 площадках, определить на них процент генеративных особей по отношению к цветущим и высчитать их среднюю ошибку цвето-семеношения. В отличие от принятого ботаниками термина «процент плодоцветения», определяющего процент цветков, давших семена по отношению к общему числу цветков, мы предлагаем обозначать термином «цветосеменошения» процент побегов (или растений), давших семена по отношению к числу цветущих побегов (или растений). Процент цвето-семеношения значительно проще определить, чем процент плодоцветения, а при многолетних наблюдениях сопоставление его с метеорологическими факторами также может выяснить причины изменения семенной продуктивности в разные годы.

Семена собираются подряд (без выбора) с 10—20, а у мелких растений с 50—100 побегов в 10-кратной повторности. Это дает возможность определить урожай семян с точностью ± 5 —10%. Каждая повторность обмолачивается отдельно, а затем взвешивается.

В качестве примера приведем расчет семенной продуктивности *Anemone speciosa* Adam (табл. 7).

$$\text{Определяем среднее число плодоносящих побегов } M_{\text{пк}} = \frac{M_{\text{пв}} \times M^{\circ}/_0}{100^{\circ}/_0} \text{ цв/сем.}$$

$$M_{\text{пк}} = \frac{35.0 \times 39.2 \pm \sqrt{(35 \times 4.2)^2 + (39.2 \times 3.4)^2}}{100} = 13.7 \pm 1.97, p = 14.4^{\circ}/_0.$$

ТАБЛИЦА 6

Продуктивность надземной массы
ветреницево-бобово-мелкоосоково-пестрострострового
луга (М. Хатипара, 2750 м над ур. м., ю.-в. склон)

Вид	Биомасса побегов, кг/га				Про- цент учас- тия по массе
	генеративных $M \pm m$	вегетативных $M \pm m$	всего $M \pm m$	$P, \%$	
* <i>Bromus variegatus</i> Bieb.	10.40±1.22	149.58±18.40	159.98±18.40	11.5	11.37
* <i>Festuca supina</i> Schur	2.62±0.30	152.10±15.90	154.72±15.90	10.3	11.00
* <i>Avenastrum asiaticum</i> Ro- shev.	3.70±0.43	33.26±4.81	36.96±4.93	13.3	2.63
* <i>Carex meinshauseniana</i> V. Krecz.	11.29±1.20	418.10±41.00	429.39±41.00	9.6	30.52
<i>Luzula spicata</i> DC.	2.56±0.35	—	2.56±0.35	13.7	0.18
* <i>Oxytropis kubanensis</i> Lesk.	6.97±0.99	149.52±44.20	156.49±44.20	28.2	11.11
* <i>Trifolium polyphyllum</i> C. A. Mey.	0.83±0.20	83.94±24.40	84.77±24.40	28.9	6.02
* <i>Anemone speciosa</i> Adam	42.00±4.35	78.52±10.90	120.52±11.70	9.7	8.56
<i>Anthemis rudolphiana</i> Adam	—	5.34±1.21	5.34±1.21	22.7	0.38
<i>Alchimilla caucasica</i> Bus.	0.34±0.06	6.19±0.89	6.53±0.89	13.6	0.46
<i>Aster alpinus</i> L.	2.03±0.22	11.26±2.57	13.29±2.58	19.4	0.94
* <i>Campanula biebersteiniana</i> Roem. et Schult.	6.54±0.76	45.27±9.09	51.81±9.12	17.6	3.68
** <i>C. collina</i> Bieb.	0.50±0.13	25.42±3.14	25.92±3.14	12.1	1.84
<i>Carum caucasicum</i> Boiss.	3.13±0.54	1.59±0.21	4.72±0.58	12.3	0.33
<i>Eritrichium caucasicum</i> Grossh.	2.55±0.35	2.50±0.19	5.05±0.40	12.6	0.36
<i>Euphrasia petiolaris</i> Wettst.	1.48±0.19	—	1.48±0.19	17.0	0.08
<i>Fritillaria lutea</i> Mill.	—	0.35±0.27	0.35±0.27	7.15	0.02
<i>Gentiana biebersteinii</i> Bun- ge	2.42±0.34	—	2.42±0.34	14.0	0.17
* <i>G. djimilensis</i> C. Koch	2.20±0.26	37.73±6.22	39.93±6.23	15.6	2.84
* <i>Minuartia caucasica</i> Mattf.	5.39±0.66	26.81±9.36	32.20±9.36	29.1	2.27
<i>Pedicularis condensata</i> Bieb.	0.77±0.19	5.89±0.72	6.66±0.74	11.1	0.47
<i>Polygonum carneum</i> C. Koch	4.19±0.58	2.50±0.15	6.69±0.60	9.0	0.47
** <i>Potentilla crantzii</i> Beck.	1.26±0.28	19.39±3.28	20.65±3.28	15.9	1.47
<i>Primula algida</i> Adam	0.81±0.15	4.23±0.50	5.04±0.52	10.3	0.36
** <i>P. ruprechtii</i> Kusn.	2.08±0.51	16.00±3.44	18.08±3.47	19.2	1.28
** <i>Aetheopappus pulcherri- mus</i> (W.) Boiss.	—	8.37±1.67	8.37±1.67	20.0	0.59
<i>Tapaxacum stevenii</i> DC.	—	1.07±0.18	1.07±0.18	16.8	0.07
<i>Valeriana alpestris</i> Stev.	—	1.37±0.36	1.37±0.36	26.3	0.19
<i>Veronica gentianoides</i> Vahl	—	4.51±0.52	4.51±0.52	11.0	0.34
Всего	116±4.9	1291±72.2	1407±72.4	5.1	100

ТАБЛИЦА 7

Показатель	n	M		$V, \%$	m	$P, \%$
Число цветущих экземпля- ров на 1 м ²	37	35.0	20.5	58.6	3.36	9.6
Процент цветосеменошения	10	39.2	13.2	33.7	4.18	10.6
Вес семян 100 побегов	12	7.0	1.04	14.9	0.30	4.3

Затем определяем средний вес семян ($M_{\text{сем}}$) на 100 м² в граммах:

$$M_{\text{сем}} = 13.7 \times 7.0 \pm \sqrt{(13.7 \times 0.3)^2 + (7.0 \times 1.97)^2} = 95.9 \pm 13.9, p = 14.5\%$$

Несмотря на кажущуюся сложность подсчета, этот метод гораздо менее трудоемок, чем подсчет семян в каждом соцветии у 100 растений, как это рекомендуется при определении семенной продуктивности (Работ-
нов, 1960).

Выводы

1. Статистический метод определения БП травянистых ценозов заключается в определении статистически точной средней численности побегов на единицу площади основных видов и определении их продуктивности.

2. Численность побегов для разных видов и даже разных побегов одного и того же вида определяется на площадках разного размера и с разной повторностью. Размер площадки должен соответствовать площади выявления вида (побега), который удобно определить коэффициентом вариации.

3. Продуктивность отдельных видов определяется не на единицу площади, а на побег. Растения при этом взвешиваются не по одному экземпляру, а группами — пробами, т. е. по определенному для каждого вида числу экземпляров. При этом условия резко сокращаются объем работ и повышается точность за счет уменьшения систематической ошибки при взвешивании.

4. Метод статистической модели имеет большое преимущество по сравнению с укосными при стационарных исследованиях, так как позволяет с наименьшей трудоемкостью проследить повидовую изменчивость ценоза в разные годы — численность отдельных видов и их продуктивность.

5. При рекогносцировочных исследованиях статистический метод, возможно, найдет широкое применение при изучении ценозов с небольшой экземплярной насыщенностью — пустынных, полупустынных и высокоотравных. При изучении травяного покрова в лесах статистические модели следует строить для отдельных парцелл.

6. Статистический метод значительно упрощает и определение семенной продуктивности у травянистых видов растений.

7. Метод статистической модели определения биопродуктивности даст возможность не только определить БП ценоза с математической точностью, но и поможет вскрыть закономерности сложения продуктивности естественных ценозов в разные годы, в разных условиях и при различном воздействии человека. В конечном счете этот метод поможет научиться управлять продуктивностью ценозов — высчитывать, прогнозировать, а затем и создавать высокопродуктивные и устойчивые фитоценозы, что и является конечной целью всех огромных исследований, предпринятых по Международной Биологической Программе.

ЛИТЕРАТУРА

- Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Голубев В. Н. (1963). К методике определения абсолютной продуктивности надземной части травянистого покрова луговой степи. Бот. ж., 48, 3. — Дмитриев Е. А. (1972). Математическая статистика в почвоведении. — Дружинина Н. П. (1968). Опыт применения статистических методов обработки при определении продуктивности надземной части травостоя. Бот. ж., 53, 8. — Лавренко Е. М. (1959). Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. Полевая геоботаника, I. — Понятовская В. М., В. Н. Макаревич, А. О. Жалилова, В. Д. Друзина, В. П. Кириллова, Е. Д. Мирошников, Т. В. Павлова, И. С. Скалон, А. И. Сметанникова. (1970). Изучение первичной продуктивности луговых сообществ на научно-опытной станции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Отрадном. Бот. ж., 55, 11. — Работнов Т. А. (1960). Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах. Полевая геоботаника, II. — Работнов Т. А. (1966). Изучение травяных биогеоценозов. Гл. XI в кн.: Программа и методика биогеоценотических исследований. — Сочава В. Б., В. В. Липатова, А. А. Горшкова. (1962). Опыт учета полной продуктивности надземной части травяного покрова. Бот. ж., 47, 4. — Сукачев В. Н. (1957). Общие принципы и программа изучения леса. В сб.: Методические указания к изучению типов леса. — Урбах В. Ю. (1964). Биометрические методы. — Храмцова Н. Ф. (1961). Об изменении численности побегов в грузинскомятликовых ассоциациях в зависимости от высоты над уровнем моря. Бот. ж., 46, 4.

Тебердинский
государственный заповедник,
г. Теберда.

Получено 5 VI 1973.

И. В. Вайнагий

О МЕТОДИКЕ ИЗУЧЕНИЯ СЕМЕННОЙ
ПРОДУКТИВНОСТИ РАСТЕНИЙI. V. VAYNAGY. ON THE METHOD OF STUDYING SEED PRODUCTIVITY
OF PLANTS

Дается краткий обзор существующих методик изучения семенной продуктивности травянистых растений и высказываются соображения, которые, по мнению автора, могут быть положены в основу создания единой методики изучения семенной продуктивности не только травянистых, но и всех вообще семенных растений. Понятие «семенная продуктивность» предлагается расчленить на два: 1) потенциальная семенная продуктивность (ПСП), под которой следует понимать количество семян на особь или генеративный побег; 2) фактическая семенная продуктивность (ФСП), которая обозначала бы количество семян. Из соотношения этих показателей (они должны быть получены на одних и тех же учетных единицах) определяется процент семинафикации (ПС), который показывает, какой процент семян вырос в семена. Для определения величины ПСП и ФСП предлагается выделять элементарную единицу семенной продуктивности.

Изучение процессов, связанных с семенным размножением, и их конечный итог — семенная продуктивность — важны как в теоретическом, так и в практическом отношениях. Особое значение эти исследования имеют для ботанического ресурсоведения, так как многие виды полезных растений размножаются исключительно семенами или культивируются ради семян. С семенным возобновлением связан ряд важных вопросов, имеющих решающее значение для работ по гибридизации, акклиматизации, интродукции и рациональному использованию представителей флоры семенных растений.

Первыми обстоятельными работами о продуцировании семян дикорастущими растениями следует считать работы финских ботаников (Söyriinki, 1938, 1939; Perttula, 1941, и др.). В СССР начало интенсивному изучению семенного размножения травянистых растений положило обстоятельное исследование Т. А. Работнова (1950) о жизненном цикле травянистых растений на лугах. В этой работе много внимания уделено методике определения количества семян, продуцируемых растениями, впервые введено понятие о средней семенной продуктивности, под которой подразумевается «среднее число семян на одну особь или генеративный побег. . .» (стр. 76), и оно отграничено от понятия «урожай семян», которым обозначается «число семян данного вида на единицу площади».

В то же время в этой работе указывалось, что число семян в плодах существенно изменяется как от ценоза к ценозу, так и по годам. Отмечалось также, что «число семян в плоде определяется количеством семян и числом их, развившихся в семена» (стр. 91). К таким выводам пришли и другие исследователи, работавшие по той же или близкой методике (Синьковский, 1952; Малиновский, 1959; Гогина, 1960; Зеленчук, 1961, и др.). На основании этого положения мы предложили учитывать не только количество семян, но и количество семян, формируемых растением. Последний показатель был назван «потенциальной плодовитостью», под которой подразумевалось «среднее количество семян, образующихся на особь или генеративный побег» (Вайнагий, 1961 : 121). В последующих работах (Вайнагий, 1962а, б, 1964, 1965а, б, и др.) приводились материалы не только о количестве семян, но и о количестве семян, а также о процентном соотношении между ними, т. е. о проценте семян, давших семена.

В последующие годы методика изучения семенной продуктивности растений обсуждалась неоднократно. В частности, В. В. Старикова (1963) предложила изучать «семенную продуктивность аналитически, с учетом следующих ее элементов: потенциальной продуктивности, процента плодоцветения и реальной продуктивности». При этом под потенциаль-

ной продуктивностью растения она понимает «такое количество семян или плодов (если у растения односеменные плоды), которое могло бы дать растение при 100%-м плодоцветении» (там же). Старикова совершенно справедливо подчеркивает, что ее методика может использоваться только в отношении тех растений, где в гинеее имеется всего одна семяпочка. «В случае многосеменного плода необходимо дать новое понятие, отражающее количество семян в плоде относительно числа заложившихся в нем семяпочек» (Старикова, 1963 : 696). Такое понятие предложил С. С. Харкевич (1966). Как основные показатели семенного размножения растений он принял семенную продуктивность (количество семян, образуемых средней особью) и потенциальную плодовитость (количество закладывающихся семяпочек, способных развиться в семена). Соотношение между этими показателями он назвал «коэффициентом завязывания семян, или коэффициентом семинификации» (стр. 142). По-видимому, отсутствие в работе Харкевича каких-либо ссылок на существовавшие ранее методики и дало основание А. А. Пироженко (1969 : 135) заявить следующее: «Семенную продуктивность, потенциальную плодовитость и коэффициент завязывания семян мы определяли... по методике, разработанной С. С. Харкевичем (1966) для интродуцированных растений». Не трудно видеть, что это утверждение беспочвенно, ибо чего-либо нового в разработке методики изучения семенной продуктивности растений Харкевичем внесено не было, а введенный им термин «коэффициент семинификации», как будет показано ниже, является крайне неудачным.

Следует остановиться также на методике, предложенной Е. А. Ходачек (1970), которая использовалась при изучении семенного размножения растений в тундрах. Автор предлагает различать такие показатели: «1 — потенциальную продуктивность — количество семяпочек на один генеративный побег; 2 — условно-реальную продуктивность — количество завязавшихся семян на один генеративный побег и 3 — реальную продуктивность — количество зрелых полноценных семян на один генеративный побег» (стр. 996). Из этих показателей следует остановиться на втором, так как он вводится этим автором впервые. По определению Ходачек, «условно-реальная продуктивность — понятие промежуточное между потенциальной и реальной продуктивностью; в эту величину включаются все семена независимо от их качества, она характеризует плодовитость данного вида и является одной из его биологических характеристик» (там же). Это определение, как, впрочем, и сам термин, нельзя считать удачным по нескольким причинам.

Во-первых, как будет показано ниже, промежуточного состояния между количеством семяпочек и количеством семян в конечном итоге не существует. Или есть семена, или их нет. Качество же семян и их жизнеспособность нельзя определять на глаз или на ощупь. Для этого есть более совершенные методы, и, в частности, проращивание (Старикова, 1965 : 65).

Во-вторых, «плодовитость данного вида», как и его конкретной особи, характеризуется не количеством завязавшихся, а количеством созревших семян, ибо для возобновления только эта величина имеет реальный смысл.

В-третьих, поскольку количество семян в значительной степени зависит от случайных колебаний погоды конкретного вегетационного сезона, а поэтому существенно изменяется как от ценоза к ценозу, так и по годам, то оно не может служить одной из биологических характеристик вида. Таковой может быть или количество семяпочек, или же процент их, развившихся в семена. Два остальных показателя, использованных Ходачек, ничем не отличаются от предложенных ранее (Старикова, 1963).

Таким образом, до сих пор нет не только единой общепринятой методики, но и единого мнения относительно тех показателей, которые нужно учитывать при изучении семенной продуктивности растений. Относительно методики существуют два противоположных мнения. Согласно первому, «методика должна варьировать в зависимости от задач исследо-

вания» (Старикова, 1963 : 696). Другие же считают, что «необходима разработка единых методов исследования, которые давали бы надежные, вполне сравнимые количественные показатели, характеризующие процессы размножения. Без таких общих методик большой фактический материал, собранный разными авторами в разные годы и в различных географических областях, оказывается совершенно несравнимым и поэтому почти бесполезным» (Левина, 1965 : 15).

Мы придерживаемся именно второго мнения и считаем, что разработка единой методики изучения семенной продуктивности для всех семенных растений является реальной и вполне осуществимой задачей. При этом мы исходим из того факта, что семенная продуктивность, под которой подразумевают количество семян на особь или генеративный побег (Работнов, 1950, 1960), зависит от целого комплекса внешних и внутренних факторов и явлений. Из внешних факторов на количество семян наиболее существенно влияют условия погоды конкретного сезона, приходящиеся на такие фенофазы, как цветение и формирование плодов и семян. От них зависит как опыление, так и прорастание пыльцы и связанное с этим оплодотворение и превращение семян в семена (Павлик, 1970). Из внутренних факторов на семенную продуктивность в первую очередь влияет, по-видимому, генотип особи, определяющий количество семян в гинецее, а также качество микро- и мегаспор. Формирование семян и спор проходит под усиленной защитой специальных покровов почки и цветка, а иногда под слоем отмерших растений или под поверхностью почвы (Вайнагий, 1962); на эти процессы, по-видимому, влияет весь комплекс факторов местообитания популяции (как абиотических, так и биотических), а не только случайные изменения погоды, как иногда считают (Ходачек, 1970). По-видимому, этим обусловлено значительно меньшее колебание количества семян в гинецее по годам по сравнению с колебанием количества семян.

Это и побудило нас ввести количество семян в гинецее как один из основных показателей при изучении семенной продуктивности и назвать его потенциальной плодovitостью. Более поздние исследования этого вопроса (Берко, 1963; Бедей, 1969, и др.) показали, что целесообразно обозначать разными терминами два взаимосвязанных и взаимообусловленных показателя единого явления, ибо этим создается предпосылка для их разрыва на два отдельных вопроса. Более целесообразно, по нашему мнению, является расчленение понятия «семенная продуктивность» на два: 1) потенциальная семенная продуктивность (ПСП), под которой следует понимать количество семян в гинецее на особь или генеративный побег; 2) фактическая семенная продуктивность (ФСП), которая обозначала бы количество семян. Необходимость именно такой дифференциации диктуется еще и тем, что встречаются случаи, когда потенциальная семенная продуктивность характеризуется данными, относящимися к фактической, и наоборот.

Таким образом, расчленение понятия «семенная продуктивность» на два и сопряженное исследование их на одних и тех же объектах мы считаем первой предпосылкой для создания единой методики изучения семенной продуктивности растений. Второй предпосылкой мы считаем тот факт, что количество семян в гинецее у разных систематических групп растений неодинаково. Так, у представителей сем. *Roaceae*, *Cyperaceae*, *Asteraceae* и в некоторых родах *Rosaceae*, *Fabaceae* и ряда других в гинецее закладывается одна семечка; в пределах сем. *Apiaceae* — две; в роде *Luzula* — три; в пределах сем. *Boraginaceae* и *Lamiaceae* — четыре и т. д. Но у большинства систематических групп растений число семян в гинецее детерминировано статистически. Исходя из этого, мы и определяем элементарную единицу семенной продуктивности. У тех растений, где количество семян в гинецее детерминировано статистически, за элементарную единицу мы принимаем цветок или плод. Там же, где количество их в гинецее фиксировано строго, за такую единицу при-

нимается простое соцветие или целый генеративный побег, если ограничение простого соцветия затруднено.

Легко понять, что учет количества семян и семян в элементарных единицах будет проводиться всегда одинаково, независимо от того, будет ли это шишка ели или сосны, плод магнолии или лютика, белой акации или фасоли, ивы или иван-чая. Разными будут только способы определения количества элементарных единиц на особь у растений, принадлежащих к разным жизненным формам. Для деревьев и кустарников эти методы разработаны сравнительно хорошо (Корчагин, 1960).

Причины изменения количества семян на элементарную единицу от года к году в зависимости от метеорологических и местных природных условий пока не ясны. В литературе мы не встретили данных о том, изменяется ли эта величина у конкретных биотипов в зависимости от возраста и условий обитания. По-видимому, ответ на этот вопрос могут дать только опыты с клонами одних и тех же биотипов. Данные же, касающиеся изменений в пределах группы особей, могут быть вызваны причинами другого рода и, в частности, ритмичкой плодоношения отдельных биотипов.

Третьей предпосылкой к созданию единой методики мы считаем тот факт, что у большинства растений количество семян и семян на особь зависит не только от их количества на элементарную единицу, но также от количества плодов или соплодий на побегах и количества побегов на особи. Поэтому прямой учет всех семян и семян на особь возможен только у тех видов, где на особях образуется всего одна элементарная единица. Там же, где элементарных единиц много, учет показателей семенной продуктивности лучше проводить дифференцированно, определяя такие его элементы: а) количество генеративных побегов на особь; б) количество элементарных единиц на генеративный побег; в) количество семян и семян на элементарную единицу. Следует отметить, что между первым и третьим элементами может быть несколько показателей (например, количество соцветий на побегах и количество в них цветков, или простых соцветий в сложном и т. д.).

Поскольку все эти показатели подчиняются статистическим закономерностям, то получить достоверные данные можно только из определенного множества учетных единиц. Вопрос об их количестве в каждом конкретном случае может решаться отдельно, но следует при этом помнить, что все биотипы в популяции разнокачественны по множеству признаков. Поэтому образец должен охватить все разнообразие. Опыт показывает, что вполне достоверные данные можно получить из ста учетных единиц (Вайнагий, 1973). Недопустимо, как это предлагают некоторые авторы (Харкевич, 1966 : 142—143), пытаться отобрать для учета какие-то «средние особи». Выбор такой особи неизбежно сопряжен с так называемой систематической ошибкой (Джолли, 1957), так как средняя особь — понятие абстрактное и в природе реально не существует (Майр, 1968). Только при условии, что все особи какой-то совокупности имеют равные шансы попасть в состав образца, можно избежать систематической ошибки. Это достигается отбором учетных единиц рендомным методом. Существует несколько способов отбора образца этим методом (Джолли, 1957), но на них мы останавливаться не будем; укажем только, что первые два показателя (количество побегов и элементарных единиц) можно получить из выделенных в естественном ценозе или в посеве особей, заранее отмеченных и заэтикетированных. Количество же семян и семян должно учитываться на одних и тех же элементарных единицах. Для этого они должны быть собраны из отмеченных (или из других, рядом стоящих) растений в такой фазе спелости, чтобы можно было отличить сформированные семена от недоразвитых семян и в то же время избежать потерь. Чаще всего такой фазой является молочно-восковая спелость. В тех случаях, когда плоды или соцветия созревают в разное время, следует отбирать их многократно по мере созревания. В случае,

когда свежий материал нет возможности обработать сразу, каждую элементарную единицу следует упаковать в отдельный пакет.

Следует отметить, что подсчет семянпочек иногда сопряжен с определенными трудностями. Для некоторых групп растений, особенно для тех, где в завязи формируется несколько семянпочек, методика подсчета требует доработки в каждом конкретном случае. Кроме того, это связано с дополнительной затратой труда. Но такие данные необходимы при углубленном изучении как отдельных видов, так и растительных сообществ (Малиновский, 1961). Кроме других важных выводов, многолетние данные о потенциальной и фактической семенной продуктивности дают возможность прогнозировать продукцию семян.

Необходимость учитывать семянпочки и семена на одних и тех же учетных единицах обусловлена тем, что при ином способе подсчета нет возможности установить характер корреляции между количеством семянпочек и семян, а также вывести процент семянпочек, развившихся в семена. Последний показатель имеет важное значение для оценки жизнеспособности вида в конкретных условиях обитания и может быть назван процентом завязавшихся семян, или процентом семинификации (ПС) аналогично проценту плодоцветения для плодов. Предложенный для этого показателя термин «коэффициент семинификации» (Харкевич, 1966 : 142) нельзя признать удачным по нескольким причинам. Главной из них является то обстоятельство, что это всегда величина крайне изменчивая, она имеет в каждом конкретном случае иное значение и иногда варьирует от 0 до 100% даже в пределах одной популяции. Несмотря на то что процент семинификации зависит и от количества семянпочек, и от количества семян, основным показателем должен считаться первый, принимаемый за 100% семенной продукции. Количество же семян — величина, зависящая от первой и составляющая какую-то ее часть. Поэтому и выражать ее нужно соответственно в процентах, а не какой-то абстрактной десятичной дробью, как это предлагается Харкевичем.

В тех случаях, когда в гинецее имеется всего одна семянпочка, процент семинификации совпадает с понятием «процент плодоцветения» (Работнов, 1950 : 85). Для тех растений, где в гинецее содержится несколько семянпочек, процент плодоцветения является слишком поверхностным, ибо в отдельных плодах в семена развивается различное количество семянпочек.

Несколько слов об учете показателей семенной продуктивности при повреждении семян и семянпочек паразитами или неблагоприятными условиями погоды. Мы считаем, что если плод с большим количеством семянпочек и семян поврежден паразитом, то его надо исключать из числа учетных единиц и заменять неповрежденным, отмечая количество таких плодов в определенной выборке. В случае, если повреждены односеменные плоды, их также следует учитывать отдельно, но в конечном итоге причислять к количеству семянпочек и к количеству семян, указывая процент повреждения последних. В том случае, если плоды и семена недоразвились в результате резкого ухудшения условий (ранних заморозков в высокогорьях или в тундрах, суховея, затапливания и др.), то надлежит учитывать семянпочки и заложившиеся семена, если такие имеются, с указанием причин прекращения их формирования.

В заключение следует отметить, что данные о семенной продуктивности, о строении и свойствах семян, как и все другие количественные показатели, могут быть использованы также для оценки изменчивости и нормы реакции вида, а иногда и для таксономии (Kuźniewska, 1967; Пашук, 1970, 1972, и др.). Поэтому собранный по предлагаемой методике материал должен быть обработан методами вариационной статистики и надлежащим образом оценен (Вайнагий, 1973). Без этого он не может быть сравнен с материалом из других мест и за другие годы, что может значительно снизить его научную ценность.

ЛИТЕРАТУРА

- Б е д е й М. І. (1969). Плодоношення кистриць в природних фітоценозах Українських Карпат. Укр. бот. ж., 26, 4 : 41—46. — Б е р к о Й. М. (1963). Деякі еколого-біологічні особливості іван-чаю вузьколистого *Chaetanium angustifolium* (L.) Scop. на різних висотах над рівнем моря на Чорногорі. Укр. бот. ж., 20, 5 : 76—86. — В а й н а г и й І. В. (1961). Плодоношення деяких видів трав'янистих рослин в різних гірських поясах Українських Карпат. Наук. зап. Наук.-природознавч. музею АН УРСР, 9 : 121—128. — В а й н а г и й І. В. (1962а). Біологія генеративного розмноження трав'янистих рослин Українських Карпат. Автореф. дисс. — В а й н а г и й І. В. (1962б). Аналіз генеративного розмноження шафрана Гейфеля *Sciscus heuffelianus* Herb. в різних висотних поясах Українських Карпат. В сб.: Проблеми внутривидових відносин організмів : 148—150. — В а й н а г и й І. В. (1964). Вплив гірського клімату на насінне розмноження деяких представників родів ожика *Luzula* і осока (*Carex*). В сб.: Рослинність Українських Карпат і шляхи її раціонального використання: 50—68. — В а й н а г и й І. В. (1965а). Генеративне розмноження деяких кормових злаків в Українських Карпатах. Пробл. бот., 7 : 71—87. — В а й н а г и й І. В. (1965б). К вопросу о потенциальной плодovitости и семенной продуктивности травянистых растений Карпат. Тез. докл. XXI науч. сесс. Черновицк. гос. ун-в. Секция биол. наук : 243—246. — В а й н а г и й І. В. (1973). Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности растений на примере *Potentilla aurea* L. Растит. ресурсы, 9, 2 : 287—296. — Г о г и н а Е. Е. (1960). Семенное возобновление некоторых эдификаторов высокогорных лугов Юго-Осетии. Бот. ж., 45, 1 : 131—139. — Д ж о л л и Г. М. (1957). Теория отбора образцов. В кн.: Д. Браун. Методы исследования и учета растительности : 28—41. — З е л е н ч у к Т. К. (1961). Насіннева продуктивність рослин рівнинних лук в умовах Львівської області. Укр. бот. ж., 18, 4 : 91—99. — К о р ч а г и н А. А. (1960). Методы учета семенности древесных пород и лесных сообществ. В кн.: Полевая геоботаника, 2 : 41—142. — Л е в и н а Р. Е. (1951). К изучению семенной продуктивности дикорастущих кормовых трав. Уч. зап. Ульяновск. пед. инст., 3 : 3—37. — Л е в и н а Р. Е. (1965). Біологія семенного розмноження як наукова проблема. Уч. зап. Ульяновск. пед. инст., 20, 6 : 4—16. — М а й р Э. (1968). Зоологический вид и эволюция. — М а л и н о в с ь к и й К. А. (1959). Біловусові пасовища субальпійського пояса Українських Карпат. — М а л и н о в с ь к и й К. А. (1961). Статистична оцінка плодovitості підбілика альпійського *Homogyne alpina* (L.) Cass. в різних рослинних угрупованнях. Укр. бот. ж., 18, 1 : 49—57. — П а в л и к З. Ю. (1970). Вплив штучного запилення на насінневу продуктивність пажитниці багаторічної *Lolium perenne* L. Укр. бот. ж., 27, 4 : 431—434. — П а ш у к Х. Т. (1970). Цитологічне дослідження роду *Anthoxanthum* L. в Українських Карпатах. Укр. бот. ж., 27, 4 : 435—439. — П а ш у к Х. Т. (1972). Еколого-цитологічне дослідження популяцій деяких представителів флори Українських Карпат. Автореф. дисс. — П и р о ж е н к о А. А. (1969). Опыт интродукции декоративных травянистых растений природной флоры Приморья в ЦРБС АН УССР (Киев). Автореф. дисс. — Р а б о т н о в Т. А. (1950). Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. БИН АН СССР, 6. — Р а б о т н о в Т. А. (1960). Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах. В кн.: Полевая геоботаника: 21—40. — Р а б о т н о в Т. А. (1969). Итоги изучения семенного размножения растений на лугах в СССР. Бот. ж., 54, 6 : 817—833. — С и н ь к о в с к и й Л. П. (1952). О семенном возобновлении пустынных полукустарников. Бот. ж., 37, 4 : 522—525. — С т а р и к о в а В. В. (1963). Методика изучения семенной продуктивности растений на примере эспарцета *Onobrychis arenaria*. Бот. ж., 48, 5 : 696—698. — С т а р и к о в а В. В. (1965). Семенная продуктивность эспарцета песчаного. Уч. зап. Ульяновск. пед. инст., 20, 6 : 55—68. — Х а р к е в и ч С. С. (1966). Полезные растения природной флоры Кавказа и их интродукция на Украине. — Х о д а ч е к Е. А. (1970). Семенная продуктивность и урожай семян растений в тундрах Западного Таймыра. Бот. ж., 55, 7 : 995—1010. — К у з ь н е в с ь к а Е. (1967). Budowa nasion europejskich gatunków *Chrysosplenium* L. Zesz. przyrod. Opolsk. Towarz. przyj. nauk, 6 : 19—31. — P e r t t u l a U. (1941). Untersuchungen über die generative und vegetative Vermehrung der Blütenpflanzen in der Wald-, Hainwiesen- und Hainfelsen-Vegetation. Ann. Acad. Sci. Fennic., ser. A, 58. — S ö y r i n k i N. (1938, 1939). Studien über die generative und vegetative Vermehrung der Samenpflanzen in der alpinen Vegetation Petsamo — Lapplands. I. Allgemeiner Teil. (1938). Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo, 11, 1 : 1—323; II. Spezieller Teil. (1939). Ann. 14, 1 : 1—406.

Государственный
природоведческий музей
Академии наук Украинской ССР,
г. Львов.

Получено 3 VII 1973.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.662 (55)

В. П. Бочанцев

НОВЫЙ ВИД РОДА *SALSOLA* L. ИЗ ИРАНАV. P. BOTSCHANTZEV. NEW SPECIES OF THE GENUS
SALSOLA L. FROM IRAN

Salsola masenderanica Botsch. sp. nov. — Frutex ad 1 m altus, ramis foliisque glabris alternis. Folia caulina glauco-viridia ca 20 mm longa et 1.5 mm lata, teretia linearia obtusa, basi constricta. Inflorescentia laxa spiciformis. Flores axillares singuli. Folia floralia caulinis similia, 3—15 mm longa et 1.5 mm lata, inferiora bracteolis valde longiora, superiora eis aequilonga, in axilla pilis tenuissimis intricatis praedita. Bracteolae glauco-virides, 2.7—3.5 mm longae et 1.7—1.9 mm latae, perianthio, breviores, ovatae obtusae carnosae, lateribus palesceae, in axilla pilis tenuissimis intricatis praeditae. Perianthii phylla 5, glabra, ca 3 mm longa et 13 mm lata (alis inclusis), fructificatione ad medium alas paleaceas horizontales gerentia, supra alas herbacea glauco-viridia, lateribus apiceque paleacea, obtusa, conoideo-conniventia. Stamina 5; filamentis planis, late linearibus, apice dilatatis, extra discum hypogynum affixis. Antherae 2 mm longae (appendice obtusa 0.2 mm longa) et 0.4 mm latae ad medium disjunctae. Discus hypogynus patellaris, lobis semirotundis incrassatis levibus. Stigmata subulata levia subsessilia. Semina horizontalia.

T y p u s: Iran. Montes masenderanici. Ad viam Tasch—Kemlere, in angustiis, 16 X 1903, № 334, fr. G. Gadd (LE).

A *S. montana* Litv. bracteolis apice carnosis obtusis differt.

D i s t r i b u t i o: Iran borealis.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 15 VIII 1973.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.9 (084.3-36)(575.172)

Б. Шербаев

МАТЕРИАЛЫ К ФЛОРЕ ОСТАНЦОВОЙ
ВОЗВЫШЕННОСТИ БЕЛЬТАУ (ВОСТОЧНАЯ
КАРАКАЛПАКИЯ)B. SHERBAEV. MATERIALS ON THE FLORA OF THE BELTAU RELICT
ELEVATION (EASTERN KARAKALPAKIA)

В статье дан обзор флоры останцовой возвышенности Бельтау (211 видов). Флора сравнивается с флорами Южного Устюрта, восточного чинка Устюрта и Репетекского заповедника. Сделан вывод о близости флоры Бельтау к северо-туранским флорам.

Крупная останцовая возвышенность Бельтау, наиболее восточная из возвышенностей Каракалпакии, расположена в 25 км северо-восточнее пос. Тактакупыр, в восточной части дельты Амударьи. Возвышенность представляет собою столовое плато, слабо наклоненное к северу в сторону Аральского моря и перекрытое с севера песками Приаральской низменности, а на востоке полого спускающееся на равнину Кызылкума в район древних дельт Сырдарьи. Здесь находится крупный такыр Шартак. Южный, юго-западный и западный склоны возвышенности круты и высоки. Наибольшая высота 145 м над ур. м. отмечена здесь на юго-западе, на мысе Боршитау; почти столь же высок мыс Бельасар, по которому, видимо, названа вся возвышенность. Здесь же находится узкий залив Даукаринской низменности — Акколтык. Западные обрывы Бельтау окаймляют реликтовое озеро Каратерен, ранее связанное как с Амударьей, так и (через систему Жанадарьи) с Сырдарьей. Протоки Жанадарьи и более северные рукава ее, связывавшие Каратерен с Аралом, ныне полностью высохли. Высыхает и само озеро, несмотря на значительные глубины его в непосредственной близости к обрывам Бельтау. Общая площадь Бельтау около 720 км², а наибольшая длина около 60 км. Возвышенность Бельтау сложена палеогеновыми пестрыми и зеленоватыми гипсоносными глинами и перекрыта плиоценовыми песчаниками. На поверхности плато находятся небольшие массивы золотых песков. Южный склон Бельтау изрезан рядом крупных саев, но водных источников здесь нет. Бельтау находится в зоне глубокого залегания грунтовых вод.

Останцовая возвышенность Бельтау — наиболее удаленная от остальных останцов и по характеру растительности отличается от них. Западные и юго-западные склоны ее, наиболее крутые по рельефу, окружены тугайно-солончаковыми и солончаковыми группировками, причем господствуют здесь тамариковые тугаи. Они резко отличаются от разреженной растительности крутых южных склонов, где господствуют разреженные группировки *Ephedra strobilacea* Bunge, разреженные биоргунники с господством видов *Anabasis* и полынно-боялычники. Выровненные пространства на вершине и на полого спускающемся северном склоне

останца заняты преимущественно полынно-боялычниками, достаточно хорошо сомкнутыми и более богатыми, чем на южном склоне. Местами полынно-боялычники перемежаются с группировками с господством *Iris songarica* Ledeb., полынно-биюргунниками и с мелкими массивами бугристых песков, занятых белосаксаульниками с боялычом и рангом, пятнами черкезников и джужгунников с господством *Calligonum leucocladum* (Schrenk) Bunge.

Постепенно снижаясь, северный склон Бельтау незаметно переходит в песчаные массивы Джетинара, занятые группировками песчаной акации, джужгунниками и белосаксаульниками. Северо-восточный же и восточный концы останца постепенно опускаются и сливаются со староречьями Сырдарьи-Жанадарьи, одетыми солянково-полынной пустыней с пятнами солончаков. Флора останцовой возвышенности Бельтау мало изучена. Ряд почвенных и геоботанических экспедиций проходил через Бельтау, и здесь неоднократно гербаризировались растения. Упоминаем в связи с этим только сборы С. М. Смирнова (1857), Е. Н. Ивановой и др. (1930). Между тем наряду с большим теоретическим интересом познание флоры Бельтау имеет и практическое значение, так как территория Бельтау — один из важнейших районов весенних и осенних пастбищ на востоке республики.

С 1968 по 1972 г. нами было проведено маршрутное обследование останцовых возвышенностей Каракалпакии, в том числе Бельтау, собран большой гербарный материал, обработанный в Ботаническом институте АН СССР (Ленинград).

На останцовой возвышенности Бельтау нами зарегистрировано 211 видов растений из 133 родов и 35 семейств. Для небольшой территории Бельтау это довольно значительная цифра, вполне отражающая относительную бедность флоры пустынь южного Приаралья. Это же подчеркивает и характер распределения видов по семействам, в немногих крупных семействах сосредоточена большая часть видов флоры, крупнейшими семействами здесь являются: *Chenopodiaceae* — 46 видов (21.80%), *Compositae* — 32 (15.16%), *Gramineae* — 16 (7.58%), *Cruciferae* — 16 (7.58%), *Leguminosae* — 14 (6.53%), *Boraginaceae* — 12 (5.68%). Большое количество видов в семействах характерно для пустынных флор, равно как и видовое богатство таких родов, как *Salsola* — 11 видов, *Astragalus* — 7, *Tamarix* — 6, *Strigosella* — 4 и др. Флора Бельтау — типичная флора пустынь южного Приаралья. Из 211 видов флоры — 207 типичные пустынные растения; преобладают 165 видов, общих для северных и южных пустынь; 17 видов — северные пустынные растения; 25 видов — южные пустынные виды.

Но наличие здесь таких типичных видов северных пустынь, как *Delphinium songoricum*, *Chrosophora sabulosa*, *Heliotropium acutiflorum*, *Artemisia terrae-albae*, *Cousinia alata* и др., а также типичных видов южных пустынь, как *Ephedra strobilacea*, *Cutandia memphitica*, *Salsola richteri*, *Smirnovia turkestanica*, *Astragalus chivensis*, *Haplophyllum ramosissimum*, *Cryptodiscus ammophilus*, *Rhabdothera korovinii* и др., показывает промежуточный характер флоры пустынных низгорий и равнин этой части Кызылкума. Обращает на себя внимание небольшое число собственно останцовых, связанных со склонами останца, видов во флоре Бельтау. Это *Ephedra przewalskii*, *Asparagus turkestanicus*, *Arthrophytum lehmannianum*, *Suchtelenia calycina*, *Cousinia astracanica*, *Polytaxis lehmannii* и некоторые другие. Число их, возможно, возрастет при дальнейших исследованиях.

Геоморфологически Бельтау представляет в значительной мере аналог чинка Устюрта на территории северо-западных Кызылкумов, поэтому резонно сравнить их флоры. Флора Бельтау была сопоставлена нами с имеющимися данными по флорам Южного Устюрта (Коган, 1954; промежуточные пустыни), восточного чинка Устюрта (Сарыбаев, 1973; северные пустыни), а также Репетекского заповедника (Михельсон, 1955; южные пустыни). Из 306 видов Флоры Южного Устюрта 132 (43.13%) общи с флорой Бельтау. Флора восточного чинка Устюрта, по Сарыбаеву,

насчитывает 297 видов, из них 104 вида (35.02%) общи с Бельтау. Флора Репетекского заповедника, по Михельсону (1955), насчитывает 182 вида, из них 56 (30.71%) общие с флорой Бельтау. Но в Репетекском заповеднике не встречаются 159 видов флоры Бельтау, характерных для северных пустынь.

Для определения среднего коэффициента общности флоры Бельтау со сравниваемыми флорами был применен коэффициент Жаккара:

$$QJ = \frac{c \cdot 100}{a + b - c},$$

где QJ — коэффициент общности, a — число видов флоры А, b — число видов флоры В, c — число общих видов. Сравнение выбранных флор с флорой Бельтау показывает, что ближе всего к Бельтау флора Южного Устюрта (коэффициент 34.2%) и флора восточного чинка Устюрта (коэффициент 25.7%) даже при большом различии в числе видов. Значительно меньший коэффициент общности с Бельтау имеет флора Репетекского заповедника (коэффициент 16.6%). Причиной большой близости первых двух флор к флоре Бельтау является преобладание во всех трех флорах видов, общих для северных и южных пустынь. Во флоре же Репетека, где преобладают виды южных пустынь, число видов, общих для северных и южных пустынь, резко снижено, и общность флор с северными территориями снижается. Влияет на коэффициент общности и то, что территория Репетека, очень однородная и небольшая, далеко не отражает всего разнообразия южных пустынь.

В заключение приводим список видов, собранных нами на останцовой возвышенности Бельтау.

СОСТАВ ФЛОРЫ БЕЛЬТАУ

Ephedraceae

1. *Ephedra przewalskii* Stapf, 2. *E. strobilacea* Bunge

Typhaceae

3. *Typha angustifolia* L.

Potamogetonaceae

4. *Potamogeton pectinatus* L.

Gramineae (Poaceae)

5. *Erianthus ravennae* (L.) Beauv., 6. *Echinochloa crus-galli* (L.) Beauv., 7. *Setaria glauca* (L.) Beauv., 8. *Stipagrostis karelini* (Trin. et Rupr.) Tzvel., 9. *S. pennata* (Trin.) de Winter, 10. *Stipa caspia* C. Koch, 11. *S. hohenackeriana* Trin. et Rupr., 12. *S. richteriana* Kar. et Kir., 13. *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., 14. *Cutandia memphitica* (Spreng) Benth., 15. *Aeluropus pungens* (Bieb.) C. Koch, 16. *Schismus arabicus* Nees, 17. *Bromus tectorum* L., 18. *Eremopyrum buonapartii* (Spreng.) Nevski, 19. *E. distans* (C. Koch) Nevski, 20. *Leymus multicaulis* (Kar. et Kir.) Tzvel.

Cyperaceae

21. *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla, 22. *Carex physodes* Bieb.

Liliaceae

23. *Allium caspium* (Pall.) Bieb., 24. *A. sabulosum* Stev. ex Bunge, 25. *Tulipa sogdiana* Bunge, 26. *Asparagus turkestanicus* M. Pop.

Iridaceae

27. *Iris longiscapa* Ledeb., 28. *I. songarica* Schrenk.

Salicaceae

29. *Populus ariana* Dode, 30. *P. pruinosa* Schrenk.

Polygonaceae

31. *Rumex halaczii* Rech. f., 32. *R. marschallianus* Reichb., 33. *Atraphaxis spinosa* L., 34. *Calligonum caput-medusae* Schrenk, 35. *C. leucocladum* (Schrenk) Bunge, 36. *C. rubescens* Mattei, 37. *Polygonum argyrocoleum* Steud. ex Kuntze, 38. *P. aviculare* L., 39. *P. patulum* Bieb.

Chenopodiaceae

40. *Chenopodium album* L., 41. *Ch. rubrum* L., 42. *Ch. ficifolium* Smith, 43. *Ch. urbicum*, L., 44. *Atriplex dimorphostegia* Kar. et Kir., 45. *A. nitens* Schkuhr, 46. *A. sphaeromorpha* Iljin, 47. *A. tatarica* L., 48. *Ceratocarpus arenarius* L., 49. *C. utriculosus* Bluk., 50. *Londesia eriantha* Fisch. et Mey., 51. *Ceratoides ewersmanniana* (Stschegl. ex Losinsk.) Botsch. et Ikonn., 52. *Bassia hissipifolia* (Pall.) Kuntze, 53. *Kochia iranica* (Hausskn. et Bornm.) Litv., 54. *Corispermum lehmannianum* Bunge, 55. *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Bieb., 56. *Suaeda acuminata* (C. A. Mey.) Moq., 57. *S. altissima* (L.) Pall., 58. *S. arcuata* Bunge, 59. *Salsola arbuscula* Pall., 60. *S. arbusculiformis* Drob., 61. *S. dendroides* Pall., 62. *S. foliosa* (L.) Schrad., 63. *S. iberica* Sennen et Pau, 64. *S. implicata* Botsch., 65. *S. nitraria* Pall., 66. *S. orientalis* S. G. Gmel., 67. *S. praecox* Litv., 68. *S. richteri* (Moq.) Kar. ex Litv., 69. *S. sogdiana* Bunge, 70. *Climacoptera aralensis* (Iljin) Botsch., 72. *C. turkomanica* (Litv.) Botsch., 73. *Aellenia glauca* (Bieb.) Aellen, 74. *A. subaphylla* (C. A. Mey.) Aellen, 75. *Horaninowia anomala* (C. A. Mey.) Moq., 76. *H. ulicina* Fisch. et Mey., 77. *Girgensohnia oppositiflora* (Pall.) Fenzl, 78. *Anabasis aphylla* L., 79. *A. salsa* (C. A. Mey.) Benth. ex Volkens, 80. *Arthrophytum lehmannianum* Bunge, 81. *Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Iljin, 82. *H. persicum* Bunge, 83. *Halocharis hispida* (C. A. Mey.) Bunge, 84. *Halmocnemis sclerosperma* (Pall.) C. A. Mey., 85. *H. villosa* Kar. et Kir.

Amaranthaceae

86. *Amaranthus graecizans* L., 87. *A. retroflexus* L.

Caryophyllaceae

88. *Spergularia salina* J. et C. Presl, 89. *Silene nana* Kar. et Kir., 90. *S. odoratissima* Bunge, 91. *Acanthophyllum borszczowii* Litv., 92. *A. korolkovii* Regel et Schmalh.

Ranunculaceae

93. *Delphinium songoricum* (Kar. et Kir.) Nevski, 94. *Clematis orientalis* L., 95. *Batrachium trichophyllum* (Chaix) van den Bossche.

Papaveraceae

96. *Hypecoum parviflorum* Kar. et Kir., 97. *Roemeria refracta* (Stev.) DC.

Capparidaceae

98. *Capparis spinosa* L.

Cruciferae (Brassicaceae)

99. *Arabidopsis pumila* (Steph.) N. Busch, 100. *Descurainia sophia* (L.) Webb., 101. *Isatis violascens* Bunge, 102. *Goldbachia torulosa* DC., 103. *Spirorrhynchus sabulosus* Kar. et Kir., 104. *Strigosella africana* (L.) Botsch., 105. *S. brevipes* (Bunge) Botsch., 106. *S. intermedia* (C. A. Mey.) Botsch., 107. *S. scorpioides* (Bunge) Botsch., 108. *Matthiola chenopodiifolia* Fisch. et Mey., 109. *Leptaleum filifolium* (Willd.) DC., 110. *Chorispora tenella* (Pall.) DC., 111. *Octoceras lehmannianum* Bunge, 112. *Cithareloma vernum* Bunge, 113. *Lepidium perfoliatum* L., 114. *L. pinnatifidum* Ledeb.

Leguminosae (Fabaceae)

115. *Ammodendron conollyi* Bunge ex Boiss., 116. *Sphaerophysa salsula* (Pall.) DC., 117. *Smirnovia turkestanica* Bunge, 118. *Halimodendron halodendron* (Pall.) Voss, 119. *Astragalus ammodendron* Bunge, 120. *A. bacaliensis* Bunge, 121. *A. chivensis* Bunge, 122. *A. contortuplicatus* L., 123. *A. flexus* Fisch., 124. *A. turczaninowii* Kar. et Kir., 125. *A. unifoliolatus* Bunge, 126. *Glycyrrhiza aspera* Pall., 127. *G. glabra* L., 128. *Alhagi pseudalhagi* (Bieb.) Desv.

Geraniaceae

129. *Erodium cicutarium* (L.) L'Hér., 130. *E. oxyrrhynchum* Bieb.

Zygophyllaceae

131. *Peganum harmala* L., 132. *Zygophyllum fabago* L.

Rutaceae

133. *Haplophyllum bungi* Trautv., 134. *H. ramosissimum* Vved.

Euphorbiaceae

135. *Chrozophora sabulosa* Kar. et Kir., 136. *Euphorbia cheirolepis* Fisch. et Mey., 137. *E. densa* Schrenk, 138. *E. turczaninowii* Kar. et Kir.

Tamaricaceae

139. *Tamarix androssowii* Litv., 140. *T. elongata* Ledeb., 141. *T. florida* Bunge, 142. *T. hispida* Willd., 143. *T. laxa* Willd., 144. *T. ramosissima* Ledeb.

Elaeagnaceae

145. *Elaeagnus oxycarpa* Schlecht.

Umbelliferae (Apiaceae)

146. *Cryptodiscus ammophilus* Bunge, 147. *Ferula assa-foetida* L., 148. *Schumannica karelinii* (Bunge) Korov., 149. *Zosimia absinthifolia* (Vent.) Link.

Plumbaginaceae

150. *Limonium myrianthum* (Schrenk) Kuntze, 151. *L. otolepis* (Schrenk) Kuntze.

Asclepiadaceae

152. *Cynanchum sibiricum* Willd.,

Convolvulaceae

153. *Convolvulus arvensis* L., 154. *C. divaricatus* Regel et Schmalh., 155. *C. erinaceus* Ledeb., 156. *C. fruticosus* Pall.

Cuscutaceae

157. *Cuscuta lehmanniana* Bunge.

Boraginaceae

158. *Tournefortia sibirica* L., 159. *T. sogdiana* (Bunge) M. Pop., 160. *Heliotropium acutiflorum* Kar. et Kir., 161. *H. arguzioides* Kar. et Kir., 162. *H. ellipticum* Ledeb., 163. *H. micranthum* (Pall.) Bunge, 164. *Arnebia decumbens* (Vent.) Coss. et Kral., 165. *Gastrocotyle hispida* (Forsk.) Bunge, 166. *Nonea caspica* (Willd.) G. Don, 167. *Lappula myosotis* Moench, 168. *Heterocaryum rigidum* DC., 169. *Suchtelenia calycina* (C. A. Mey.) DC.

Labiatae (Lamiaceae)

170. *Chamaesphacos ilicifolius* Schrenk.

Solanaceae

171. *Solanum nigrum* L., 172. *S. olgae* Pojark., 173. *Lycium ruthenicum* Murr., 174. *Hyoscyamus pusillus* L.

Scrophulariaceae

175. *Dodartia orientalis* L.

Orobanchaceae

176. *Cistanche ambigua* (Bunge) G. Beck, 177. *Orobanche cumana* Wallr.

Plantaginaceae

178. *Plantago lanceolata* L., 179. *P. major* L.

Compositae

180. *Tripolium vulgare* Nees, 181. *Erigeron canadensis* L., 182. *Karelinia caspia* (Pall.) Less., 183. *Inula caspica* Blume, 184. *Xanthium strumarium* L., 185. *Microcephala lamellata* (Bunge) Pobed., 186. *Artemisia terrae-albae* Krasch., 187. *A. tournefortiana* Reichb. 188. *Mausolea eriocarpa* (Bunge) Poljak., 189. *Senecio noeanus* Rupr., 190. *Acantholepis orientalis* Less., 191. *Cousinia alata* Schrenk, 192. *C. astracanica* (Spreng.) Tamamsch., 193. *C. dichotoma* Bunge, 194. *Polytaxis lehmannii* Bunge, 195. *Jurinea psammophila* Iljin, 196. *Cirsium ochrolepideum* Juz., 197. *Amberboa turanica* Iljin, 198. *Acroptilon repens* (L.) DC., 199. *Oligochaeta minima* (Boiss.) Briq., 200. *Centaurea pulchella* Ledeb., 201. *Carthamus gypsicola* Iljin, 202. *Koelpinia linearis* Pall., 203. *K. tenuissima* Pavl. et Lipsch., 204. *Scorzonera pusilla* Pall., 205. *S. sericeo-lanata* (Bunge) Krasch. et Lipsch., 206. *Epilasia hemilasia* (Bunge) Clarke, 207. *Rhabdotheca korovinii* (M. Pop.) Kirp., 208. *Sonchus asper* (L.) Hill, 209. *Lactuca serriola* Torner, 210. *L. tatarica* (L.) C. A. Mey., 211. *Heteroderis pusilla* (Boiss.) Boiss.

ЛИТЕРАТУРА

Иванова Е. Н., И. П. Герасимов, С. С. Неуструев и О. Э. Кнорринг-Неуструева. (1930). Почвенные и ботанико-географические исследования в Каракалпакской автономной области. — Каульбарс А. В. (1881). Низовья Амурда. Описание по собственным исследованиям в 1873 г. Зап. Русск. геогр. общ., 9. — Коган Ш. И. (1954). Растительность Южного Устюрта. Тр. Инст. биол. АН ТуркмССР, 11. — Михельсон О. А. (1955). Флористический состав Репетекского заповедника, Тр. Репетекск. песч.-пуст. ст., 3. — Сарыбаев Б. (1973). Флора и растительность восточного чинка Устюрта. Канд. дисс., Л. — Смирнов С. М. (1875). Ботанические исследования в Арало-Каспийском крае. Изв. Русск. геогр. общ., 11, 3.

Получено 5 X 1973.

УДК 581.9 (571.56) : 581.526.533 (—01)

М. С. Боч и В. Т. Царева

К ФЛОРЕ НИЗОВЬЕВ Р. ИНДИГИРКИ (В ПРЕДЕЛАХ ТУНДРОВОЙ ЗОНЫ)

M. S. BOCH AND V. T. TSARYOVA.
ON THE FLORA OF THE INDIGIRKA RIVER LOWER REECHES
(WITHIN THE LIMITS OF TUNDRA ZONE)

Списки папоротникообразных (5 видов), цветковых растений (150 видов) и мхов (49 видов) из двух пунктов: Чокурдах и Полярный низовий р. Индигирки, в пределах тундровой зоны.

Летом 1969 г. авторами проводились геоботанические исследования в низовьях р. Индигирки (северо-восток Якутской АССР). Ключевыми участками явились окрестности пос. Чокурдах (70°50' с. ш.) и пос. Полярный (71°21' с. ш.). Пос. Чокурдах расположен в полосе средних субарктических (типичных) тундр, а пос. Полярный — в полосе северных субарктических тундр (полосы и подзоны тундры понимаются по критериям, предложенным Александровой, 1974). За время работы был собран гербарий мхов, папоротникообразных и цветковых растений, который был определен авторами вместе с А. И. Толмачевым и В. В. Петровским. Ряд родов был определен Б. А. Юрцевым, Н. Н. Цвелевым и Т. В. Егоровой, за что приносим всем перечисленным лицам нашу глубокую благодарность.

Сообщения о флоре и растительности низовий р. Индигирки до последнего времени оставались очень скудными. Из геоботанических работ известна лишь статья А. П. Тыртикова (1958), который посетил проездом окрестности пос. Чокурдах. Флористические работы по этому району вообще отсутствуют и поэтому мы сочли целесообразной публикацию наших материалов. В данной статье нами приводится флористический список сосудистых растений с двух ключевых участков. Естественно, что этот список далеко не полон, так как невозможно было учесть все виды при однократной поездке, однако представление о характере флоры создается достаточно определенное. Окрестности пос. Чокурдах представляют собой низменность, расчлененную речными долинами и озерно-болотными понижениями на отдельные плоские увалы, возвышающиеся над понижениями на 15—30 м. Поселок находится у границы двух растительных зон: тундры и лесотундры. Зональным типом растительности здесь являются кустарничково-осоково-мохово-лишайниковые тундры (пятнистый вариант), занимающие плакорные местообитания: плоские и холмистые участки плато, вершины склонов; доминанты растительного покрова этих тундр: *Salix glauca*, *Betula exilis*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *Dryas punctata*.

tata, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Aulacomnium turgidum*, *Cetraria cucullata*, *Sphaerophorus globosus*. Кроме того, встречаются заболоченные кочкарные пушицево-кустарничково-зеленомошные тундры — по слабо дренированным участкам на водоразделах и в менее сырых местах обширных приозерных и речных террас. Значительную площадь занимают травяно-моховые некомплексные и комплексные полигональные болота, распространенные по пойменным равнинам и приозерным террасам.

В окрестностях пос. Полярный болота занимают до 70% территории, располагаясь по террасам р. Индигирки и обширным приозерным равнинам. Кустарничково-мохово-лишайниковые тундры встречаются лишь по останцам древней аллювиальной равнины средне- и позднеплейстоценового возраста.

В южной части района наших исследований (окрестности пос. Чокурдах, типичная тундра) в составе флоры цветковых и папоротникообразных было отмечено 155 видов, из них 20% составляют бореальные виды (*Hordeum jubatum*, *Roegneria macroura*, *Carex algida*, *C. caespitosa*, *Allium schaenoprasum*, *Alnaster fruticosa*, *Ribes triste*, *Lathyrus pilosus*, *Ranunculus gmelinii*, *Ramischia obtusata* и др.). Некоторые из них находятся здесь на крайнем северном пределе распространения, другие идут еще севернее и обычны в тундре. Такой значительный процент бореальных видов вызван непосредственным контактом этого района с лесотундрой. Около 30% видов — гипоарктические (*Salix hastata*, *S. glauca*, *S. pulchra*, *Rubus chamaemorus*, виды *Eriophorum*, *Arctophila fulva*, *Valeriana capitata* и др.). Основная часть флоры — умеренно арктические виды и аркто-альпийцы (*Lycopodium selago* ssp. *arcticum*, *Arctagrostis latifolia*, *Koeleria asiatica*, *Carex ensifolia*, *C. rotundata*, *C. rariflora*, *Salix polaris*, *Rumex arcticus* и др.). Совсем нет высокоарктических видов.

Среди цветковых довольно велика роль восточносибирских видов (*Carex amblyorhyncha*, *Arctagrostis arundinacea*, *Roegneria macroura*, *Veratrum oxysepalum*, *Merckia physodes*, *Saxifraga exilis*, *Ribes triste* и др.). Из наиболее интересных находок отметим: *Juncus leucochlamys*, который не был раньше известен в Арктике восточнее р. Лены; *Parnassia kotzebuei* — чукотско-американский вид, наше местонахождение является крайней западной точкой его ареала. Большинство собранных нами видов во «Флоре Арктики» для района низовий Индигирки не указаны, так как сборов растений отсюда почти не было.

В северной части района наших исследований (окрестности пос. Полярный, северная субарктическая тундра) отмечено около 130 видов цветковых растений. Среди них преобладают арктические и аркто-альпийские элементы и очень мало бореальных видов (всего около 10). По сравнению с районом Чокурдах здесь отсутствует около 50 видов, но появляются около 20 других видов: *Papaver lapponicum*, *Cochlearia arctica*, *Saxifraga caespitosa*, *Potentilla emarginata*, *Astragalus frigidus*, *Lagotis minor*, *Saussurea alpina* и др. Меняется экология и обилие ряда видов. Так, увеличивается обилие *Alopecurus alpinus*, *Caltha arctica*, *Ranunculus nivalis*, *Polemonium acutiflorum*, *Saxifraga hieracifolia* и др. Уменьшается обилие *Eriophorum scheuchzeri*, *Carex ensifolia* (в районе Полярного она встречается крайне редко), *Saxifraga spinulosa*, *Utricularia vulgaris*, *Senecio congestus*. Гораздо меньше здесь *Betula exilis*. Нет совсем обычных тундровых видов, в частности, видов с песков: *Polemonium boreale*, *Salix nummularia*. Меняется экология некоторых видов, так, например, в Чокурдах *Melandrium apetalum* растет в тундре, а в районе Полярного довольно часто встречается на валиках болот, *Polygonum bistorta* в Чокурдах растет на сырых местах, в районе Полярного она предпочитает сухие местообитания и т. д. Примечательно, что эти существенные сдвиги в экологии растений происходят в столь небольших широтных пределах (0.5° с. ш.).

Из 155 видов цветковых и папоротникообразных растений в низовьях Индигирки только на болотах встречается 32 вида, только в тундре около 35 видов, совместно (и в тундре и на болоте) встречаются 43 вида растений. Остальные виды были собраны с самых разнообразных местообита-

ний (с высоких яров, берегов озер, ложбин стока, речных отмелей и т. д.).

Приводим список сосудистых растений.

PTERIDOPHYTA

Equisetaceae

1. *E. arvense* L. ssp. *boreale* (Bong.) Rupr. Часто, в большом количестве у воды и в воде в прибрежной части озер и небольших рек. Чокурдах, Полярный.¹

2. *E. scirpoides* Michx. Нечасто, по заболоченным участкам. Ч.

3. *E. variegatum* Host. Редко, на валиках полигональных болот. П.

Lycopodiaceae

4. *Lycopodium selago* L. ssp. *arcticum* (Grossh.) Tolm. Очень редко, в мочажинах, на кочках полигональных болот. Ч., П.

ANTHOPHYTA

Sparganiaceae

5. *Sparganium hyperboreum* Laest. Обильно, в воде озер среди болот. Ч.

Potamogetonaceae

6. *Potamogeton vaginatus* Turcz. Обильно, по наиболее глубоким участкам в речке Шамановке — притоке р. Индигирки. П.

Gramineae

7. *Alopecurus alpinus* Sm. ssp. *borealis* (Trin.) Griseb. Нечасто, у берегов рек, озер и на отмелях — Ч.; довольно обильно по берегам рек, на ярах, в поселке — П.

8. *Arctagrostis arundinacea* (Trin.) Beal. Изредка, по берегам рек. П.

9. *A. latifolia* (R. Br.) Griseb. Часто, в верхней части склонов, в тундре, на валиках болот. Ч., П.

10. *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss. Часто, в воде в протоках, у берегов озер и рек. Ч., П.

11. *Calamagrostis holmii* Lange. Часто, в верхней части склонов, в тундре, на валиках и в мочажинах болот. Ч., П.

12. *C. neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Schreb. ssp. *groenlandica* (Schrenk) Matuszk. Часто, на валиках и в мочажинах болот. Ч.

13. *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. ssp. *glauca* Hartm. Часто, в виде сплошных зарослей по песчаным низким берегам. П.

14. *D. caespitosa* ssp. *orientale* Hult. Часто, в заболоченной пушицево-кустарничковой тундре по берегам р. Индигирки. Ч.

15. *Dupontia fisheri* R. Br. Нечасто, в ложбинах стока, у ручьев в сырой тундре. Ч., П.

16. *D. psilosantha* Rupr. Очень немного, в мочажинах болот, в заболоченной тундре. П.

17. *Festuca brachyphylla* Schult. Нечасто, на склонах, в тундре, на валиках болот. Ч., П.

¹ В дальнейшем буквой «Ч.» обозначен пос. Чокурдах, буквой «П.» — пос. Полярный.

18. *Hierochloë alpina* (Liljeb.) Roem. et Schult. Нечасто, у воды — Ч., единично в тундре — П.

19. *H. pauciflora* R. Br. Нередко, в большом количестве в мочажинах полигональных болот, в осоковых приозерных болотах. Ч., П.

20. *Hordeum jubatum* L. Редко, по берегам рек, в ивняках. Ч.

21. *Koeleria asiatica* Domin. Нечасто, на сухих склонах южной экспозиции. Ч.

22. *Poa alpigena* (Fries) Lindm. var. *colpodea* (Th. Fries) Scholand. Часто, в сырых местах, на болотах, на ярах. Ч., П.

23. *P. arctica* R. Br. Часто, на валиках болот. П.

24. *Puccinellia borealis* Swall. (ssp. *neglecta* Tzvel.). Нередко, на нивальных луговинах, в ложбинах стока. Ч.

25. *P. hauptiana* (Krecz.) Kitagawa. Много, в поселках, на булгуннях (у нор песцов). П.

26. *Roegneria macroura* (Turcz.) Nevski. Изредка, в ложбинах стока среди пушицево-осоково-злаково-разнотравных зарослей. Ч.

27. *Trisetum molle* (Michx.) Kunth. Редко, в ивняках, ложбинах стока. Ч.

28. *T. spicatum* (L.) Richt. Много, на сухих склонах южной экспозиции, в верхней их части. Ч.

Cyperaceae

29. *Eriophorum angustifolium* Honck. Один из активных видов, на болотах, в ложбинах стока, заболоченной тундре. Ч., П.

30. *E. brachyantherum* Trautv. et Mey. Нечасто, в мочажинах и на валиках полигональных болот. Ч., П.

31. *E. russeolum* Fries. Нечасто, в мочажинах полигональных болот, в приозерных осоковых болотах. Ч., П.

32. *E. scheuchzeri* Норре. Часто и обильно в ложбинах стока, в заболоченной тундре — Ч., менее обильно — П.

33. *E. vaginatum* L. Один из активных видов, в тундре, заболоченной тундре, на валиках болот. Ч., П.

34. *Carex algida* Turcz. ex V. Krecz. Нередко, в тундре. Ч.

35. *C. amblyorhyncha* V. Krecz. Нечасто, на валиках и у края мочажин полигональных болот. Ч., П.

36. *C. caespitosa* L. Редко, в заболоченной тундре. Ч.

37. *C. chordorrhiza* Ehrh. Очень обычно, в мочажинах полигональных болот, в осоковых приозерных болотах. Ч., П.

38. *C. ensifolia* Turcz. ssp. *arctisibirica* Jurtz. Обильно, в тундре — Ч., очень редко — П.

39. *C. maritima* Gunn. Редко, на песчаных отмелях. Между Ч. и П.

40. *C. rariflora* (Wahlb.) Smith. Редко, на валиках, на кочках полигональных болот, на осоковых приозерных болотах. Ч., П.

41. *C. rotundata* Wahlb. Нередко, в мочажинах полигональных болот. Ч., П.

42. *C. saxatilis* L. Нередко, по берегам озер, рек, на отмелях. Ч., П.

43. *C. stans* Drej. Один из активных видов на болотах, в заболоченной тундре. Ч., П.

Juncaceae

44. *Juncus castaneus* Smith. Нечасто, в заболоченной тундре, у воды озерков, в мочажинах полигональных болот. Ч., П.

45. *J. leucochlamys* Zing. Очень редко, в ложбинах стока у воды. Ч.

46. *J. triglumis* L. Нечасто, в заболоченной тундре, по краям мочажин на болотах. Ч.

47. *Luzula confusa* Lindb. Часто, в тундре и на высоких валиках болот. Ч., П.

48. *L. nivalis* Laest. Нередко, в тундре, на склонах — Ч.; изредка, в тундре, на валиках болот — П.

49. *L. tundricola* Gorodk. Нередко, в тундре и на склонах речных долин и распадков. Ч.

50. *L. wahlenbergii* Rupr. Нечасто, в тундре. Ч.

Liliaceae

51. *Tofieldia coccinea* Rich. Очень обильна в тундре. Ч.

52. *Veratrum oxysepalum* Turcz. Редко на сухих высоких валиках полигональных болот. Ч.

53. *Allium schoenoprasum* L. Изредка, по берегам озер, по отмелям. Ч.

Salicaceae

54. *Salix fuscescens* Anderss. Нечасто, в мочажинах, на кочках и на валиках полигональных болот, в нижних частях склонов. Ч., П.

55. *S. hastata* L. Редко, по берегам маленьких речек, в нижних частях склонов. Ч., П.

56. *S. glauca* L. Обильна на склонах южной экспозиции и на валиках болот. Ч., П.

57. *S. lanata* L. Очень часто, на валиках полигональных болот, на склонах, на булгуннях. Ч., П.

58. *S. polaris* Wahlb. Редко, в ложбинах стока, на склонах, на булгуннях. Ч., П.

59. *S. pulchra* Cham. Часто, на валиках полигональных болот, на булгуннях. Ч., П.

Betulaceae

60. *Alnaster fruticosa* (Rupr.) Ledeb. Часто, на склонах, на ярах. Ч.

61. *Betula exilis* Sukacz. Очень обильна, в тундре и на валиках болот — Ч., менее обильна — П.

Polygonaceae

62. *Oxyria digyna* (L). Hill. Довольно часто на ярах, где образует обильные заросли. П.

63. *Polygonum bistorta* L. ssp. *ellipticum* (Willd.) Petrovsky. Обильно, в ложбинах стока, заболоченной тундре — Ч., в тундре, на ярах — П.

64. *P. tripterocarpum* A. Gray ex Roth. Редко, в заболоченной тундре и на торфяных буграх в ложбинах стока, в ивняках. Ч.

65. *P. viviparum* L. Обильно на валиках болот, в тундре, на склонах, в ивняках. Ч., П.

66. *Rumex arcticus* Trautv. Нередко, в заболоченной тундре, около озер, в ложбинах стока. Ч., П.

Amaranthaceae

67. *Monolepis asiatica* Fisch. et Mey. Обычный сорняк в поселке. Ч.

Caryophyllaceae

68. *Stellaria ciliatosepala* Trautv. Часто, в тундре — Ч.; изредка — П.

69. *S. crassifolia* Ehrh. Часто, в ложбинах стока. Ч.

70. *Cerastium jenisejense* Hult. Нечасто, у берега реки в сырых ивняках. Ч., П.

71. *C. maximum* L. Нередко, на ярах, в поселке по всевозможным повышениям микрорельефа. П.

72. *Melandrium apetalum* (L.) Fenzl. Нечасто, по берегам рек, в ивняках — Ч.; часто, на ярах, в тундре, в заболоченной тундре, на валиках полигональных болот — П.

73. *Merckia physodes* (DC.) Fisch. Нечасто, в нижних частях склонов, в ивняках, у берегов рек и озер. Ч., П.

74. *Minuartia rubella* (Wahl.) Hiern. Нечасто. Ч.

75. *M. stricta* (Sw.) Hiern. Редко, в ивняках, на валиках полигональных болот. Ч.

76. *M. verna* (L.) Hiern. Редко, в нижних частях склонов, в разнотравных ивняках. Ч.

Ranunculaceae

77. *Caltha arctica* R. Br. Нередко, по берегам рек и озер, в ивняках, в осоковых приозерных болотах — Ч.; очень часто в тех же условиях и в мочажинах полигональных болот — П.

78. *C. palustris* L. Часто, по берегам озер и рек, в осоковых тосях, в ивняках. Ч.

79. *Delphinium middendorffii* Trautv. Обычно, на склонах, в тундре, на валиках болот. Ч.

80. *D. chamissonis* Wahlb. ex Pritz. Обычно, на склонах, в тундре, на валиках болот, по берегам озер, на песчаных валах. Ч., П.

81. *Ranunculus affinis* R. Br. Очень редко, в заболоченной тундре по краям мочажин полигональных болот. Ч.

82. *R. borealis* Trautv. Часто, образует заросли на ярах, в ложбинах стока. П.

83. *R. gmelinii* DC. Довольно часто, по берегам озерков, на отмелях, в мочажинах полигональных болот. Ч., П.

84. *R. lapponicus* L. Часто, в заболоченной тундре, на валиках болот по сфагновому ковру. Ч.

85. *R. nivalis* L. Нечасто, в сырых ивняках, ложбинах стока — Ч.; очень часто в ложбинах стока — П.

86. *R. pallasii* Schlecht. Часто, в озерах, в осоковых приозерных болотах. Ч., П.

87. *R. pygmaeus* Wahlb. Нечасто, у ручьев, в ложбинах стока. Ч.

Papaveraceae

88. *Papaver lapponicum* ssp. *orientale* (Tolm.) Nordh. Нечасто, по берегам рек, ярам, валикам полигональных болот. П.

Cruciferae

89. *Cardamine bellidifolia* L. Нечасто, в ложбинах стока, в тундре. Ч.

90. *C. pratensis* L. Редко, у берегов реки, в ивняках, в ложбинах стока. Ч., П.

91. *Cochlearia arctica* Schlecht. Нечасто, на ярах. П.

92. *Descurainia sophioides* (Fisch.) O. E. Schulz. Очень обычно, как сорное в поселке Ч., П.

93. *Draba hirta* L. Нечасто, на склоне к реке у поселка. Ч.

94. *D. juvenilis* Kom. Нечасто, на дорогах, в тундре, в ложбинах стока. Ч.

95. *D. lactea* Adam. Нечасто, на валиках полигональных болот. П.

96. *D. micropetala* Hook. Нечасто, на валиках полигональных болот. П.

97. *D. parvisiliquosa* Tolm. Нечасто, на склоне к реке у поселка. Ч.

98. *Eutrema edwardsii* R. Br. Нечасто, на валиках полигональных болот. Ч.

99. *Parrya nudicaulis* (L.) Regel. Обильно, на ярах, в тундре, на валиках полигональных болот, в ложбинах стока — П.; редко, в тундре — Ч.

Saxifragaceae

100. *Saxifraga caespitosa* L. Часто, образует заросли на ярах. П.
101. *S. cernua* L. Очень обычно, в тундре, на ярах, валиках болот, у берега реки. П.
102. *S. exilis* Steph. Довольно часто, в ложбинах стока, на валиках полигональных болот. Ч.
103. *S. foliolosa* R. Br. Нечасто, в заболоченной тундре, на валиках полигональных болот. Ч., П.
104. *S. hieracifolia* Waldst. et Kit. Нечасто, в заболоченной тундре, ложбинах стока, ивняках, на валиках болот — Ч.; часто, в тундре, на валиках болот — П.
105. *S. hirculus* L. Часто, в ложбинах стока, в заболоченной тундре, на валиках болот. Ч., П.
106. *S. punctata* L. Часто, в тундре, на ярах, на валиках болот. Ч., П.
107. *S. spinulosa* Adam. Довольно часто, на склонах, в тундре. Ч., П.
108. *Chrysosplenium alternifolium* L. Нечасто, в ложбинах стока. Ч., П.
109. *Parnassia kotzebuei* Cham. et Schlecht. Нередко, на сырых участках в тундре, в нижних частях склонов, в ивняках — Ч.; очень редко, на ярах — П.
110. *P. palustris* L. Нечасто, в нижних частях склонов, в ивняках, заболоченной тундре, ложбинах стока. Ч.

Grossulariaceae

111. *Ribes triste* Pall. Редко, вместе с *Alnaster*, на склонах в поселке. Ч.

Rosaceae

112. *Comarum palustre* L. Обычно, в мочажинах болот и по берегам озер. Ч., П.
113. *Dryas punctata* L. Обильно в тундре, на ярах, на валиках полигональных болот. Ч., П.
114. *Rubus chamaemorus* L. Очень редко, в ложбинах стока, по краям болот — Ч.; найдена один раз на торфяном бугре на «подушке» из *Sphagnum lenense* — П.
115. *Rosa acicularis* Lindl. Встречено один раз на склоне у поселка близ кладбища. Ч.
116. *Potentilla emarginata* Pursh. Редко, на ярах, в нижней их части. П.
117. *P. nivea* L. Редко, на склонах, в верхней их части. Ч.
118. *P. stipularis* L. Нередко, на склонах. Ч.
119. *Sanguisorba officinalis* L. Редко, в прибрежных ивняках. П.

Leguminosae

120. *Astragalus alpinus* L. Часто, на склонах, в тундре, в ивняках. Ч., П.
121. *A. frigidus* (L.) Bunge. Редко, в нижних частях яров среди зарослей *Cassiope* и *Salix polaris*. П.
122. *Lathyrus pilosus* Cham. Редко, в нижних частях склонов среди ив. Ч.

Empetraceae

123. *Empetrum nigrum* L. Много на ярах, среди ивняков, реже в тундре. Ч., П.

Onagraceae

124. *Epilobium davuricum* Fisch. Нечасто, в заболоченной тундре, у озер, изредка в мочажинах болот. Ч., П.
125. *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. Часто, на дорогах, в тундре, в ложбинах стока. Ч.

Hippuridaceae

126. *Hippuris vulgaris* L. Часто, в приозерных осоковых болотах — Ч.; очень редко в старицах — П.

Pyrolaceae

127. *Pyrola grandiflora* Rad. Очень много на склонах, в тундре, на валиках болот, в ивняках. Ч., П.

128. *Ramischia obtusata* (Turcz.) Freyn. Нечасто, на склонах, в тундре, на валиках болот, в ивняках. Ч.

Ericaceae

129. *Arctous alpina* (L.) Niedenzu. Часто, в тундре, на склонах, на высоких валиках болот. Ч., П.

130. *Andromeda polifolia* L. Часто, на валиках болот и в заболоченной тундре. Ч.

131. *Cassiope tetragona* (L.) D. Don. Часто, на склонах, в тундре — Ч.; нечасто — П.

132. *Ledum decumbens* (Ait.) Small. Часто, в тундре, на склонах, кочкарниках, валиках болот. Ч., П.

Vacciniaceae

133. *Vaccinium uliginosum* L. Очень часто, на склонах, реже в тундре — Ч.; редко — П.

134. *V. vitis-idaea* L. Часто, на склонах, в тундре, на валиках болот. Ч., П.

Primulaceae

135. *Androsace septentrionalis* L. Редко, в тундре, в ивняках по склонам. Ч.

Polemoniaceae

136. *Polemonium acutiflorum* Willd. Много, в заболоченной тундре, на склонах — Ч.; один из «активных» видов по берегам рек, озер, на ярах, валиках болот — П.

Scrophulariaceae

137. *Lagotis minor* (Willd.) Standl. Нечасто, на ярах, в ложбинах стока. П.

138. *Pedicularis capitata* Adams. Часто, в тундре, в нижних частях склонов. Ч.

139. *P. hirsuta* L. Очень обычно, в тундре, на ярах. П.

140. *P. labradoricum* Wirsing. Довольно часто, в тундре, в заболоченной тундре. Ч.

141. *P. lapponica* L. Часто, в тундре, в верхней части склонов, на валиках болот. Ч.

142. *P. sceptrum-carolinum* L. Часто, на склонах, в ивняках, в тундре. Ч.

143. *P. sudetica* Willd. Часто, в заболоченной тундре, на валиках и в мочажинах болот, в ложбинах стока. Ч., П.

Lentibulariaceae

144. *Utricularia vulgaris* L. Часто, в мочажинах полигональных болот и в осоковых приозерных болотах — Ч.; редко — П.

Adoxaceae

145. *Adoxa moschatellina* L. Довольно редко, в ивняках, ложбинах стока. Ч.

Valerianaceae

146. *Valeriana capitata* Pall. Часто в тундре, в ивняках, на ярах, на валиках болот. Ч., П.

Compositae

147. *Artemisia tilesii* Ledeb. Часто, как сорное в поселке, на песцовых норах, на булгуннях и байджарахах. Ч., П.

148. *Antennaria friesiana* (Trautv.) Ekman. Редко, у берегов озер. Ч.

149. *Matricaria grandiflora* (Hook.) Tolm. Много, как сорное в поселке — Ч.; очень редко в нижней части яров — П.

150. *Nardosmia frigida* (L.) Hook. Часто, в заболоченной тундре, ложбинах стока, у дорог, на валиках болот. Ч., П.

151. *Saussurea alpina* (L.) DC. Часто, на ярах, в тундре. П.

152. *Senecio atropurpureus* (Ledeb.) B. Fedtsch. Часто, в тундре, на валиках болот. Ч., П.

153. *S. congestus* (R. Br.) DC. Довольно часто, как сорное по сырым местам в поселке, заболоченной тундре — Ч.; редко, как сорное в поселке — П.

154. *Taraxacum ceratophorum* (Ledeb.) DC. Нередко, в окрестностях поселков по склонам, на ярах. Ч., П.

155. *T. tundricola* Hand.-Mazz. Нечасто, в заболоченной тундре. Ч.

Bryophyta

Флора мхов значительно менее разнообразна, она состоит из обычных тундровых видов.

А. Зеленые мхи

1. *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr. Очень много, часто, на валиках полигональных болот, в ложбинах стока, в сырой тундре. П., Ч.

2. *Au. turgidum* (Wahlenb.) Schwaegr. Там же.

3. *Brachythecium mildeanum* (Schimp.) Milde. Немного, довольно редко, в тундре и на валиках полигональных болот. П., Ч.

4. *Bryum* sp. Нечасто, в небольших количествах в мочажинах полигональных болот. Ч., П.

5. *Calliergon cordifolium* (Hedw.) Kindb. Довольно редко, в мочажинах полигональных болот. П., Ч.

6. *C. richardsonii* (Mitt.) Kindb. Нечасто, немного, в мочажинах полигональных болот. П.

7. *Cirriphyllum cirrosum* (Schwaegr.) Grout. Довольно редко, на валиках полигональных болот, в тундре. Ч., П.

8. *Climacium dendroides* (Hedw.) Web. et Mohr. Нечасто, на валиках полигональных болот. П., Ч.

9. *Campyllum protensum* (Brid.) Kindb. Очень редко, на валиках полигональных болот. П.

10. *Drepanocladus exannulatus* (Br., Sch., et Gmb.) Warnst. Нечасто, в небольших количествах на валиках полигональных болот. П.

11. *D. fluitans* (Hedw.) Warnst. Довольно редко, на валике полигонального болота. П.

12. *D. intermedius* (Lindb.) Warnst. Довольно обычно в мочажинах болот, в сырой тундре. П., Ч.

13. *D. latifolius* (Lindb. et Arn.) Broth. Редко, немного, в мочажинах полигональных болот. П., Ч.

14. *D. lapponicus* (Norrl.) Z. Smirn. Там же, в заболоченных озерах в тундре. П., Ч.

15. *D. vernicosus* (Lindb.) Warnst. Нечасто, на валиках полигональных болот. П.
16. *Dicranum angustum* Lindb. Обычно, на валиках полигональных болот, в тундре. П., Ч.
17. *D. elongatum* Schleich. Там же.
18. *Ditrichum flexicaule* (Schleich.) Hampe. Нечасто, на валиках полигональных болот, в тундре. П., Ч.
19. *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* (Lesq. et James) Limpr. Очень обычно, на валиках полигональных болот, в тундре. П., Ч.
20. *Hypnum revolutum* (Mitt.) Lindb. Нечасто, на валиках полигональных болот. Ч., П.
21. *Meesia triquetra* (Hook. et Tayl.) Ångstr. Очень часто, в мочажинах полигональных болот. П., Ч.
22. *Mnium andrewsianum* Steere. Очень редко, на валиках полигональных болот. П.
23. *M. cinclidoides* (Blytt) Hueb. Нечасто, на валиках молодых полигональных болот, в их мочажинах. П., Ч.
24. *M. punctatum* Hedw. Довольно обычно на болотах. П., Ч.
25. *M. rugicum* Laur. Довольно часто, на валиках полигональных болот, в мочажинах. П., Ч.
26. *Oncophorus wahlenbergii* Brid. Довольно редко, немного на валиках полигональных болот. П., Ч.
27. *Orthothecium chryseum* (Schwaegr.) Br., Sch. et Gmb. Редко, на валиках полигональных болот. П.
28. *Polhia* sp. Редко, на валиках полигональных болот. П.
29. *Polytrichum commune* Hedw. Довольно часто, на валиках полигональных болот, в тундре. П., Ч.
30. *P. fragile* Bryhn. Редко, в тундре. П., Ч.
31. *P. juniperinum* Hedw. Довольно редко, на валиках болот. Кидеран (севернее П.).
32. *P. piliferum* Hedw. Редко, немного, на булгуннях. П.
33. *P. strictum* Sm. Очень часто, в большом количестве, на валиках полигональных болот, в тундре. Ч., П.
34. *P. swartzii* Hartm. Довольно много, на валиках и в мочажинах полигональных болот. Ч., П.
35. *Rhacomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid. Немного, довольно редко, в тундре. П.
36. *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb. Нечасто, на валиках полигональных болот. Ч., П.
37. *Scorpidium scorpioides* (Hedw.) Limpr. Довольно редко, в мочажинах болот. П.
38. *Tetraplodon mnioides* (Hedw.) Bruch et Schimp. Довольно редко, на булгуннях на остатках костей. П.
39. *Thuidium abietinum* (Schwaegr.) Br., Sch. et Gmb. На булгуннях. П.
40. *Tomenthypnum nitens* (Hedw.) Loeske. Очень обычен, в тундре, на валиках полигональных болот. П., Ч.

Б. С ф а г н о в ы е м х и

41. *Sphagnum compactum* DC. Немного, на валиках полигональных болот. Ч.
42. *S. majus* (Russ.) C. Jens. Довольно много, на сырых валиках болот, в мочажинах. Ч.
43. *S. fimbriatum* Wils. Редко, но в большом количестве, на болотах, на валиках и у края мочажины. Кидеран (севернее П.).
44. *S. girgensohnii* Russ. Довольно редко, на валике болота. П.
45. *S. lenense* H. Lindb. Редко, встречен однажды на болотах ур. Кидеран, на валике.
46. *S. nemoreum* Scop. Довольно много, на низких валиках полигональных болот и в мочажинах. Ч., П.

47. *S. squarrosus* Pers. Довольно часто на низких валиках, в мочажинах полигональных болот. Ч., П.

48. *S. subsecundum* Nees. В мочажинах полигональных болот, редко. Ч., П.

В целом флору низовий р. Индигирки можно охарактеризовать как арктическую умеренную (в смысле А. И. Толмачева), так как арктический элемент в ней преобладает, но роль бореальных фракций (включая и гипоарктическую) все же достаточно велика.

По региональной принадлежности данную флору следует считать восточносибирской, принимая во внимание значительное участие в ее составе восточносибирских элементов.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова А. Л., Л. И. Савич-Любичская, З. Н. Смирнова. (1960). Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. — Александрова В. Д. (1971). Принципы зонального деления растительности Арктики. Бот. ж., 56, 1. — Тыртыков А. П. (1958). Некоторые сведения о растительности низовьев р. Индигирки. Бюлл. МОИП, отд. биол., 43, 1. — Флора Арктики, I—VI.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград

Получено 27 VI 1973.

и
Полярно-альпийский ботанический сад
Кольского филиала
Академии наук СССР,
г. Кировск.

УДК 581.9 (471.531)

И. Д. Кильдюшевский и Г. В. Железнова

К БРИОФЛОРЕ КОМИ АССР

I. D. KILDYUSHEVSKY AND G. V. ZHELEZNOVA.
ON THE BRYOFLORE OF KOMI A. S. S. R.

Приводятся виды печеночников, сфагнов и бриевых мхов, которые были известны из пределов Коми АССР к 1969 году. Используются как все известные по этому району литературные источники, так и материалы мохового гербария Коми филиала АН СССР, собранные до 1969 г.

В 1969 г. в Коми филиале АН СССР началось планомерное изучение бриофлоры Коми АССР. В связи с этим возникла необходимость подвести итоги тому, что было известно к этому времени о составе бриофитов этой территории. Настоящая статья является попыткой такого анализа. К сожалению, познакомиться с гербарными фондами различных ботанических учреждений не удалось, вследствие чего базироваться приходится на гербарные материалы, имеющихся в Коми филиале, и на литературных данных. Последние немногочисленны.

Самой ранней работой, касающейся интересующего нас района, является сводка Р. Р. Поле (1915) по растительности Северной России. В ней перечислено много видов бриофитов с Урала — с р. Усы, р. Печоры и из некоторых других пунктов по сборам самого Поле, проводившимся в 1905 и 1907 гг. Небольшой список мохообразных (16 видов) дан в работе О. Ф. Газе (1930), изучавшей в 1928 г. процесс отложения наилок в окрестностях с. Усть-Цильмы. Почти к тому же времени относится список 22 видов сфагновых мхов, которые обнаружил А. М. Леонтьев в бывшем Сысольском районе (Леонтьев, 1933). Интересно указание на редкий вид *Sphagnum quinquefarium*, который с тех пор никем не был обнаружен.

Сфагнам же посвящена работа Н. В. Дылиса (1946), в которой перечислено 18 видов сфагнов, собранных в бассейнах рр. Вымь и Ижма; новинкой в его списке явился *Sphagnum contortum*. В конце апреля 1950 г., проезжая на оленях из пос. Саранпауль на Приполярном Урале на ст. Инта, И. Д. Кильдюшевский собрал в горах Приполярного Урала (в верховьях р. Кожим) и в верховьях р. Лемвы и ее притоков 57 видов мхов (Кильдюшевский, 1956).

После большого перерыва появилась еще одна работа — А. Е. Катенина и М. С. Боч (1970) по результатам стационарных обследований, проведенных сотрудниками Ботанического института АН СССР в районе ст. Сивая Маска, со списком из 116 видов. Эта работа особенно интересна тем, что проводилась в непосредственной близости от места обследования одного из авторов статьи (Кильдюшевского) в 1968—1969 гг., что позволяет в дальнейшем сделать некоторые сопоставления. В 30-х годах по средней Печоре проводил сборы Р. Н. Шляков, но материалы эти остались неопубликованными и, по устному его сообщению, погибли.

Таковы литературные источники. Однако они не исчерпывают всего запаса информации о бриофлоре Коми АССР, так как уже в предвоенные годы сотрудники Коми филиала АН СССР (бывшей Северной базы АН СССР) начали интенсивные геоботанические обследования, в ходе которых собирались также и мхи. Первой такой работой было лесотипологическое обследование Мыелдинской лесной дачи Усть-Куломского района, проводившееся в 1940 г. Б. П. Колесниковым. Собранный им довольно обширный гербарий мхов был обработан Р. Н. Шляковым. С этого времени новые материалы стали поступать почти ежегодно, в результате чего был получен солидный гербарий бриофитов, но основная часть образцов оставалась необработанной.

Приведение в порядок этих сборов выпало на долю авторов данной статьи. После отбора наиболее ценных материалов и определения их выявилось 3150 образцов, которыми представлено 209 видов. В сборах приняло участие 24 человека, но основная часть их принадлежит лишь половине из этих коллекторов, а именно: В. М. Болотовой — 135 образцов, Я. Я. Гетманову — 82, А. А. Дедову — 89, Б. П. Колесникову — 223, Н. С. Котелиной — 331, Н. А. Лазареву — 20, А. Н. Лашенковой — 1249, Н. И. Непомилуевой — 57, О. С. Полянской — 217, З. Ф. Руофф — 23, И. С. Хантимеру — 432, Т. П. Шолениновой — 92 и остальным лицам — 140.

Сборы эти относятся к 183 пунктам, довольно равномерно распределенным по территории Коми АССР, но лишь из небольшой их части было получено по несколько десятков образцов. Во всех остальных местах собирались единичные конверты, не дающие, конечно, никакого представления о бриофлоре того или иного района.

Неравномерно было и число сборов по отдельным видам. Для подавляющего большинства видов оказалось всего лишь по одному образцу. Остальные растения распределялись следующим образом:

2—5	образцами представлено	6	видов
6—10	»	19	»
11—25	»	29	»
26—50	»	15	»
51—75	»	8	»
76—100	»	6	»

Степень обилия сборов по отдельным видам отражает в основном частоту их встречаемости в Коми АССР. Но имели также значение степень их распознаваемости в поле и относительные размеры вида, поскольку сборы эти производились в основном в целях доопределения трудно различимых видов. Почти отсутствовали мхи из местообитаний, богатых видами, но не подлежащих геоботаническому описанию. Поэтому не удивительно, что на долю сфагнов приходится свыше трети всех образцов, а печеночники почти не собирались.

Ниже приводится полный список видов, которые были известны из Коми АССР к 1969 г. После каждого вида в скобках указывается источник информации, причем отдельным коллекциям присвоены следующие номера: 1 — Поле, 1915; 2 — Газе, 1930; 3 — Леонтьев, 1933; 4 — Дылис, 1946; 5 — Кильдюшевский, 1956; 6 — Катенин и Боч, 1969; 7 — Гербарий Коми филиала АН СССР.

В целях сокращения объема статьи авторы видов не указываются. Порядок расположения, названия и объем таксонов даны по следующим руководствам (за единичными исключениями): печеночники — К. Müller, 1951—1957; сфагны — Л. И. Савич-Любицкая и З. Н. Смирнова, 1968; бриевые мхи акрокарпные — Савич-Любицкая и Смирнова, 1970; бриевые мхи плеврокарпные — А. Л. Абрамова, Савич-Любицкая и Смирнова, 1961.

HEPATICAЕ

Conocephalaceae

Conocephalum conicum (1).

Marchantiaceae

Preissia quadrata (1, 6).

Marchantia polymorpha (1, 6, 7).

Pelliaceae

Pellia epiphylla (1), *P. neesiana* (1).

Blasiaceae

Blasia pusilla (7).

Ptilidiaceae

Ptilidium ciliare (1, 6, 7), *P. pulcherrimum* (6, 7).

Hygrobiellaceae

Anthelia juratzkana (1).

Pleuroclada albescens (1).

Blepharostomaceae

Blepharostoma trichophyllum (1, 7).

Lophocoleaceae

Chiloscyphus polyanthus (7), *Ch. pallescens* (7).

Lophoziaaceae

Chandonanthus setiformis (1, 7).

Barbilophozia quadriloba (1), *B. kunzeana* (1, 6, 7), *B. floerkei* (6, 7), *B. hatcheri* (1, 6, 7), *B. lycopodioides* (1, 6, 7), *B. barbata* (6, 7), *B. gracilis* (1), *B. binsteadii* (1, 6).

Lophozia ventricosa (1, 6, 7), *L. guttulata* (7), *L. wenzelii* (1, 6), *L. alpestris* (1, 6, 7), *L. incisa* (1, 6).

Leiocolea gillmanii (1), *L. heterocolpos* (1), *L. badensis* (1).

Gymnocolea inflata (1, 6, 7).

Sphenolobus minutus (1, 6, 7).

Tritomaria quinquedentata (1, 6).

Marsupellaceae

Marsupella sphacelata (6).
Gymnomitrium concinnum (1).

Jungermanniaceae

Solenostoma cordifolium (1), *S. sphaerocarpum* (1).
Nardia breidlerii (1).

Southbiaceae

†*Arnellia fennica* (1, 7).

Plagiochilaceae

†*Mylia anomala* (6, 7).
‡*Plagiochila asplenoides* (2, 7).

Scapaniaceae

Diplophyllum taxifolium (1).
Scapania gymnostomophila (1), *S. curta* (1), *S. irrigua* (1, 6, 7), *S. hyperborea* (1), *S. undulata* (7).

Cephaloziellaceae

Cephaloziella starkei (1).

Cephaloziaceae

Cephalozia ambigua (7), *C. bicuspidata* (1), *C. pleniceps* (7), *C. connivens* (6, 7), *C. media* (1, 6, 7),
Cladopodiella fluitans (6, 7).

Lepidoziaceae

Lepidozia reptans (7).

Calypogeiaceae

Calypogeia sphagnicola (7).

SPHAGNIDAE

Sphagnaceae

Sphagnum magellanicum (1, 3, 4, 6, 7), *S. centrale* (1, 3, 4, 7), *S. papillosum* (7), *S. compactum* (1, 4, 6, 7), *S. squarrosum* (3, 4, 6, 7), *S. teres* (1, 3, 4, 7), *S. wulfianum* (3, 4, 7), *S. aongstroemii* (1, 3, 4, 6, 7), *S. subsecundum* (1, 3, 4, 7), *S. contortum* (4), *S. platyphyllum* (3, 6), *S. lindbergii* (1, 4, 6, 7), *S. lenense* (1, 4, 6, 7), *S. riparium* (1, 3, 4, 6, 7), *S. obtusum* (1, 3, 7), *S. majus* (1, 3, 4, 6, 7), *S. jensenii* (1, 3, 4, 6, 7), *S. balticum* (1, 3, 4, 6, 7), *S. fallax* (1, 3, 4, 6, 7), *S. flexuosum* (1, 3, 4, 6, 7), *S. angustifolium* (1, 3, 4, 6, 7), *S. cuspidatum* (6, 7), *S. fimbriatum* (1, 6, 7), *S. girgensohnii* (1, 3, 4, 6, 7), *S. russowii* (1, 3, 4, 6, 7), *S. fuscum* (1, 3, 4, 6, 7), *S. rubellum* (1, 4, 7), *S. warnstorffii* (1, 3, 4, 6, 7), *S. quinquefarium* (3), *S. nemoreum* (3, 4, 6, 7).

ANDREAEIDAE

Andreaeaceae

Andreaea rupestris (1).

BRYIDAE

Tetraphidaceae

Tetraphis pellucida (7).

Polytrichaceae

Psilopilum cavifolium (7).

Pogonatum capillare (1, 6, 7), *P. urnigerum* (1, 2, 6, 7).

Polytrichum alpinum (1, 6, 7), *P. fragile* (6), *P. gracile* (1, 6, 7), *P. commune* (1, 6, 7), *P. swartzii* (7), *P. jensenii* (6, 7), *P. norvegicum* (1), *P. juniperinum* (1, 2, 6, 7), *P. alpestre* (1, 6, 7), *P. piliferum* (1, 5, 6, 7), *P. hyperboreum* (1, 6, 7).

Buxbaumiaceae

Buxbaumia aphylla (6, 7).

Ditrichaceae

Ditrichum flexicaule (1, 5, 7), *D. pusillum* (7).

Saelania glaucescens (7).

Ceratodon purpureus (1, 2, 6, 7).

Distichium capillaceum (1, 5, 7).

Dicranaceae

Dicranella subulata (7).

Amphidium lapponicum (1, 5), *A. mougeotii* (5).

Cnestrum schisti (5).

Cynodontium tenellum (7), *C. strumiferum* (5, 7).

Dicranoweisia crispula (1, 5).

Oncophorus wahlenbergii (1, 7), *O. virens* (7).

Kiaeria starkei (1, 7), *K. glacialis* (6, 7).

Orthodicranum montanum (7).

Dicranum fragilifolium (7), *D. elongatum* (1, 6, 7), *D. brevifolium* (6, 7), *D. fuscescens* (1, 6, 7), *D. congestum* (1, 6, 7), *D. spadiceum* (1, 5, 6, 7), *D. angustum* (1, 6, 7), *D. majus* (6, 7), *D. scoparium* (1, 6, 7), *D. bonjeanii* (2, 6, 7), *D. polysetum* (1, 7), *D. affine* (1, 6, 7).

Paraleucobryum longifolium (7).

Fissidentaceae

Fissidens bryoides (7).

Encalyptaceae

Encalypta ciliata (5), *E. rhabdocarpa* (1, 5, 7), *E. brevicollis* (1), *E. streptocarpa* (1, 5, 6).

Pottiaceae

Tortula ruralis (1, 5, 7), *T. norvegica* (6, 7).

Trichostomaceae

Gymnostomum aeruginosum (1, 5).

Hymenostylium recurvirostre (5).

Tortella tortuosa (1, 7), *T. fragilis* (1, 5).

Barbula rigidula (1), *B. fallax* (1).

Bryoerythrophyllum recurvirostre (1, 7).

Grimmiaceae

Hydrogrimmia mollis (1).

Schistidium apocarpum (1, 5), *Sch. strictum* (1), *Sch. alpicola* (7).

Grimmia ovalis (1), *G. doniana* (5).

Racomitrium sudeticum (1, 7), *R. microcarpum* (1, 7), *R. canescens* (1, 6, 7), *R. lanuginosum* (1, 5, 7).

Funariaceae

Funaria hygrometrica (6, 7).

Splachnaceae

Tetraplodon mnioides (5, 6, 7), *T. paradoxus* (7).

Splachnum ovatum (7), *S. rubrum* (1, 7), *S. luteum* (6, 7).

Bryaceae

Leptobryum pyriforme (1, 7).

Pohlia minor (5), *P. crudoides* (7), *P. cruda* (1, 6, 7), *P. obtusifolia* (1), *P. nutans* (1, 6, 7).

Mniobryum pulchellum (1), *M. wahlenbergii* (1, 5, 7).

Bryum angustirete (5), *B. archangelicum* (5), *B. pallens* (1, 5), *B. rutilans* (5), *B. weigelii* (1, 7), *B. pseudotriquetrum* (1, 5, 7), *B. pseudocrispulum* (5), *B. bimum* (5), *B. caespiticium* (2, 6, 7), *B. intermedium* (7), *B. creberrium* (7), *B. pallescens* (7), *B. capillare* (1, 5).

Rhodobryum roseum (6, 7).

Mnium spinosum (1, 2, 7), *M. stellare* (1, 6, 7), *M. orthorrhynchum* (1, 5, 7), *M. marginatum* (7), *M. ambiguum* (6, 7), *M. cuspidatum* (2, 7), *M. drummondii* (7), *M. medium* (7), *M. rugicum* (5, 6, 7), *M. punctatum* (6, 7), *M. pseudopunctatum* (1, 6, 7), *M. andrewsianum* (6), *M. cinclidioides* (6, 7).

Cyrtomnium hymenophylloides (1, 5).

Aulacomniaceae

Aulacomnium turgidum (1, 5, 6, 7), *A. palustre* (1, 5, 6, 7).

Meesiaceae

Paludella squarrosa (1, 6, 7).

Meesia trifaria (1, 6, 7), *M. uliginosa* (1).

Bartramiaceae

Conostomum tetragonum (6).

Plagiopus oederi (1, 5).

Bartramia pomiformis (5), *B. ithyphylla* (1, 7).

Philonotis tomeniella (1, 5, 7), *Ph. fontana* (5, 6, 7).

Timmiaceae

Timmia austriaca (1, 6, 7), *T. comata* (1).

Orthotrichaceae

Orthotrichum speciosum (7).

Fontinalaceae

Dichelyma falcatum (6).

Fontinalis antipyretica (5, 6, 7), *F. dalecarlica* (1).

Climaciaceae

Climacium dendroides (1, 2, 6, 7).

Hedwigiaceae

Hedwigia ciliata (5, 7).

Neckeraceae

Neckera pennata (7).

Theliaceae

Myurella julacea (1, 5, 7), *M. apiculata* (1).

Leskeaceae

Leskea polycarpa (7).

Leskeella nervosa (7).

Pseudoleskeella catenulata (5).

Lescuraea incurvata (1).

Thuidiaceae

Anomodon viticulosus (7).

Thuidium abietinum (1, 5, 6, 7), *Th. recognitum* (6, 7).

Helodium blandowii (7).

Cratoneuraceae

Cratoneurum decipiens (7), *C. filicinum* (5), *C. commutatum* (5, 7),
C. falcatum (7).

Amblystegiaceae

Campidium sommerfeltii (7), *C. protensum* (1, 7), *C. stellatum* (1), *C. polygamum* (7), *C. zemliae* (7), *C. chrysophyllum* (1, 7).

Leptodictyum kochii (7), *L. riparium* (1).

Amblystegiella sprucei (7).

Drepanocladus exannulatus (1, 6, 7), *D. fluitans* (1, 6, 7), *D. uncinatus* (1, 6, 7), *D. intermedius* (1), *D. revolvens* (6, 7), *D. vernicosus* (1, 7), *D. lycopodioides* (5), *D. aduncus* (2, 7).

Hygrohypnum luridum (1), *H. ochraceum* (5, 7).

Scorpidium scorpioides (7).

Calliergon stramineum (1, 2, 7), *C. sarmentosum* (1, 6, 7), *C. giganteum* (1, 6, 7), *C. richardsonii* (6, 7), *C. cordifolium* (7).

Calliergonella cuspidata (7).

Brachytheciaceae

Tomenthypnum nitens (1, 6, 7).

Brachythecium salebrosum (1, 6, 7), *B. mildeanum* (1, 2, 6, 7), *B. campestre* (6, 7), *B. rivulare* (1, 5, 7), *B. populeum* (7), *B. reflexum* (6, 7), *B. starkei* (7), *B. curtum* (7),

Cirriphyllum cirrosum (1).

Eurhynchium pulchellum (5, 7).

Entodontaceae

Orthothecium intricatum (1), *O. strictum* (1), *O. chryseum* (1).

Pleurozium schreberi (1, 2, 6, 7).

Pterigynandrum filiforme (5).

Plagiotheciaceae

Isopterygium pulchellum (5, 7), *I. turfaceum* (7).

Plagiothecium piliferum (5), *P. denticulatum* (6, 7), *P. laetum* (6, 7).

Hypnaceae

Pylaisia polyantha (5, 7).

Hypnum fastigiatum (1), *H. cupressiforme* (5, 6, 7), *H. revolutum* (1),
H. callichroum (7), *H. lindbergii* (1, 2, 7), *H. pratense* (1).

Ptilium crista-castrensis (1, 6, 7).

Rhytidiaceae

Rhytidium rugosum (1, 5, 7).

Rhytidiadelphus triquetrus (1, 7), *Rh. squarrosus* (1, 7), *Rh. calvescens* (6, 7).

Hylocomiaceae

Hylocomium splendens (1, 2, 6, 7), *H. umbratum* (7), *H. pyrenaicum* (7).

Всего в списке приводятся 56 видов печеночников, 30 сфагнов, 1 андреевый мох и 208 бриевых. Значительная часть их была собрана несколькими коллекторами. Это — виды с относительно широким распространением. Но наряду с этим многие виды содержатся лишь в одном источнике. У Поле таких видов оказалось 56, у Леонтьева и Дылиса — по одному, у Кильдюшевского — 18 и у Катенина и Боч — 5. Значительное дополнение к списку дали сотрудники Коми филиала АН СССР за годы 1940—1968. Ими собрано 311 видов, в том числе 54 вида, отсутствующих в указанных выше работах, все они приведены выше (источник 7). Из них особенно интересны 16 видов, обнаруженных всего в 1—2 местах. Редкость их в пределах Коми АССР подтвердилась и позднейшими обследованиями. Поэтому есть смысл привести их точные местонахождения.

Scapania undulata (L.) Dum.

Интинский р-н, совхоз «Горняк», ферма Юнь-Яга; дернистоосочник. 10 VII 1968. Н. С. Котелина, опр. А. Л. Жукова.

Cephalozia ambigua Mass.

Усть-Цилемский р-н, р. Пижма, 1,8 км на С от дер. Скитской. Водораздел, СВ склон к болоту; сосняк кустарничково-сфагновый. 2 VII 1953. А. Н. Лашенкова, опр. А. Л. Жукова.

Psilopilum cavifolium (Wils.) Nag.

Интинский р-н, совхоз «Горняк», ферма Юнь-Яга. Обочина канавы. VII 1968. Н. С. Котелина, опр. И. Д. Кильдюшевский; Интинский р-н, совхоз «Горняк», ферма Юнь-Яга, р. Лагорта; тундра, на торфе. 15 VIII 1968. Н. С. Котелина, опр. И. Д. Кильдюшевский.

Ditrichum pusillum (Hedw.) Dix. var. *tortile* (Arnott) Nag.

Усть-Цилемский р-н, р. Печорская Пижма, 18 км выше дер. Верховской, 1 км выше устья руч. В. Каменного, осыпь левого коренного берега, С склон. 21 VII 1961. А. Н. Лашенкова, опр. И. Д. Кильдюшевский.

Saetania glaucescens (Hedw.) Broth.

Усть-Куломский р-н, Мьелдинская лесная дача, кв. 309, долина р. Нем, ниже устья р. Кырдта-Ель; смешанно-еловый разнотравный припойменный лес, у оснований стволов. 17 VIII 1940. Б. П. Колесников, опр. Р. Н. Шляков.

Tetraplodon paradoxus (R. Br.) Nag.

Интинский р-н, совхоз «Горняк», ферма Юнь-Яга; Полярный Урал, верховья р. Лагорты. 23 VII 1968. Н. С. Котелина, опр. И. Д. Кильдюшевский.

Pohlia crudaoides (Sull. et Lesq.) Broth.

Интинский р-н, совхоз «Горняк», ферма Юнь-Яга, р. М. Ниадью, скалы. 21 VIII 1968. Н. С. Котелина, опр. И. Д. Кильдюшевский.

Bryum creberrimum Tayl.

Интинский р-н, совхоз «Кочмес». Вырубка в березово-еловом лесу, на горелых местах. 20 IX 1943. З. Ф. Руофф, опр. И. Д. Кильдюшевский.

Mnium marginatum (Dicks.) P. B.

Усть-Куломский р-н, Джеджим-Парма, среднее течение ручья Вой-Вож (приток р. Ваполь-Ю). Обнажение известняков. 6 IX 1940. Б. П. Колесников, опр. Р. Н. Шляков.

Neckera pennata Hedw.

Сыктывдинский р-н, Ибское лесничество, 132 кв., с.-в. его часть, 33 км на ЮВ от с. Иб, пониженный участок водораздела; Pinetum fruti-

culoso-sphagnosum. 3 VIII 1952. А. Н. Лашенкова, опр. И. Д. Кильдюшевский; Сыктывдинский р-н, сев. часть 57-го кв. Нювчимского лесничества в 6 км на В от пос. Нювчим, очень пологий склон к притоку реки Дендель; Piceetum pteridoso-myrtillosum. 16 VIII 1952. А. Н. Лашенкова, опр. И. Д. Кильдюшевский.

Leskea polycarpa Hedw.

Усть-Куломский р-н, Джеджим-Парма, среднее течение руч. Войж (приток р. Ваполь-Ю), обнажение известняков. 6 IX 1940. Б. П. Колесников, опр. Р. Н. Шляков.

Leskeella nervosa (Brid.) Loeske

Усть-Куломский р-н, Джеджим-Парма, среднее течение руч. Войж (приток р. Ваполь-Ю), обнажение известняков. 6 IX 1940. Б. П. Колесников, опр. Р. Н. Шляков.

Anomodon viticulosus (Hedw.) Hook. et Tayl.

Троицко-Печорский р-н. Лев. берег р. Илыч, 2 км к ЮВ от устья р. Кожим, скалистый берег. 13 VI 1962. Н. И. Непомилуева, опр. А. Л. Абрамова; Усть-Куломский р-н, 17.5 км на ЗСЗ от дер. Ючид-Тыдор, скалы Поть-Чурк. 18 VII 1965. А. Н. Лашенкова и Скиткина, опр. И. Д. Кильдюшевский.

Amblystegiella sprucei (Bruch) Loeske

Троицко-Печорский р-н, правый берег р. Илыч, 1.5 км вверх от устья р. Шежим. скалистый берег. 29 VI 1962. Н. И. Непомилуева, опр. А. Л. Абрамова.

Isopterygium turfaceum Lindb.

Усть-Куломский р-н, Мыеддинская лесная дача, окрестность устья р. Закубам, надпойменная терраса; разнотравно-гипновый ельник с пихтой; на валеже. 26 VII 1940. Б. П. Колесников, опр. Р. Н. Шляков.

Hylocomium umbratum (Hedw.). Br., Sch. et Gmb.

Печорский р-н, 4 км к В от пос. Кырта; пихтарник папоротниково-зеленомошный, на старом валеже. 25 VIII 1963. Т. П. Шоленинова, опр. Р. Н. Шляков.

Обращает на себя внимание то, что все сборы редких видов приурочены к немногим местам, они были найдены на Среднем Тимане, Южном Тимане и в предгорьях Полярного Урала.

С началом планомерного изучения бриофлоры Коми АССР, к которому сотрудники филиала приступили в 1969 г., вся ее территория была разбита на 53 квадрата 100×100 км, в каждом из которых предполагается провести по возможности полные сборы. К моменту написания статьи обследовано 30 квадратов (данные обработаны пока по 20). На основе этих и всех ранее собранных материалов будут составлены «Определитель мохообразных Коми АССР», а затем и «Флора мохообразных».

В заключение считаем своим приятным долгом выразить благодарность К. И. Ладыженской, Г. Ф. Рыковскому и Р. Н. Шлякову за указания при просмотре рукописи.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамова А. Л., Л. И. Савич-Любickaя, З. Н. Смирнова. (1961). Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. — Газет О. Ф. (1930). Опыт учета седиментации в пойме по данным мохового покрова. Ж. Русск. бот. общ., 15, 4. — Дылис Н. В. (1946). Материалы к географии сфагновых мхов Коми АССР. Бот. ж., 31, 1. — Катенин А. Е., М. С. Боч. (1970). — Печеночники, мхи и лишайники. В сб.: Экология и биология растений восточноевропейской лесотундры. Опыт стационарного изучения почвенно-растительных комплексов лесотундры, 1. — Кильдюшевский И. Д. (1956). К флоре мхов Приполярного Урала. Тр. БИН АН СССР, сер. II, Споры растения, 11. — Леонтьев А. М. (1933). Сфагновые мхи Сысольского района автономной области Коми. Тр. БИН АН СССР, сер. 1, 1. — Поле Р. Р. (1915). Материалы для познания растительности северной России. К флоре мхов северной России. Тр. Импер. бот. сада Петра Великого, XXXIII, 1. — Савич Л. И., К. И. Ладыженская. (1936) Определитель печеночных мхов севера европейской части СССР. — Савич-Любickaя Л. И., З. Н. Смирнова. (1968). Определитель сфагновых мхов СССР. — Савич-Любickaя

Институт биологии
Коми филиала
Академии наук СССР,
г. Сыктывкар.

Получено 3 IX 1973.

УДК 582.671.1 : 561 (119) (551.782.11)

С. Г. Жилин и Н. С. Снигиревская

УНИКАЛЬНОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ *NELUMBO ADANS.* В АКВИТАНСКИХ ОТЛОЖЕНИЯХ ЗАПАДНОГО КАЗАХСТАНА

S. G. ZHILIN AND N. S. SNIGIREVSKAYA. A UNIQUE LOCALITY
OF *NELUMBO ADANS.* FROM THE AQUITANIAN
OF THE WEST KAZAKHSTAN

Остатки *Nelumbo protospeciosa* Sap. встречены в аквитанских отложениях на склоне возвышенности Алтын-Чокусу в Северном Приаралье. Они представлены отпечатками корневищ, подводных и надводных листьев, листочков околоцветника и плодов. Тафономические исследования местонахождения свидетельствуют, об очень быстром погребении зарослей лотоса на месте его произрастания. Комплекс сопутствующих растений обычен для флор тургайского экологического типа в Западном Казахстане.

Несмотря на немногочисленность видов и, казалось бы, хорошую изученность, лотос (род *Nelumbo* Adans.) неизменно привлекает к себе интерес специалистов и на протяжении многих лет является предметом разностороннего исследования, которое, однако, не снимает с него покрыва загадочности и окончательно не решает проблемы его происхождения и положения в системе.

Наша статья посвящена описанию одного из удивительных местонахождений ископаемого лотоса, которое было открыто на склоне возвышенности Алтын-Чокусу (ур. Сарыбулак) в 10 км к СВ от ст. Чокусу в июне 1962 г. геологами В. А. Броневым и Н. Н. Брызжевой (рис. 1). Ими были обнаружены многочисленные отпечатки крупных листьев лотоса (несколько образцов из их сборов, определенных И. В. Васильевым, хранятся в Центральном научно-исследовательском геологоразведочном музее им. Ф. Н. Чернышова, колл. 10 689, обр. 179—181). При по-



Рис. 1. Место находок *Nelumbo* в отложениях аквитанских на возвышенности Алтын-Чокусу (обозначено треугольником) в Северном Приаралье.

вторном посещении местонахождения С. Г. Жилиным в сентябре 1962 г. было установлено, что это местонахождение является примером погребения зарослей лотоса непосредственно на месте его произрастания. Поиски остатков иных, кроме лотоса, растений дали тогда лишь находку отпечатков листьев *Phragmites oeningensis* A. Br. ex Neeg.

В 1968 г. авторам настоящей статьи совместно с Броневым и Брызжевой удалось вновь посетить местонахождение Алтын-Чокусу. Особое внимание на этот раз было уделено поискам не столько листьев, сколько дру-

гих частей лотоса, а также остатков сопутствующих лотосу растений. В результате тщательных поисков были встречены отпечатки подводных листьев, листочков околоцветника, плодов, корневищ лотоса и листьев некоторых других растений, а на периферии линзы, вместе с обильными

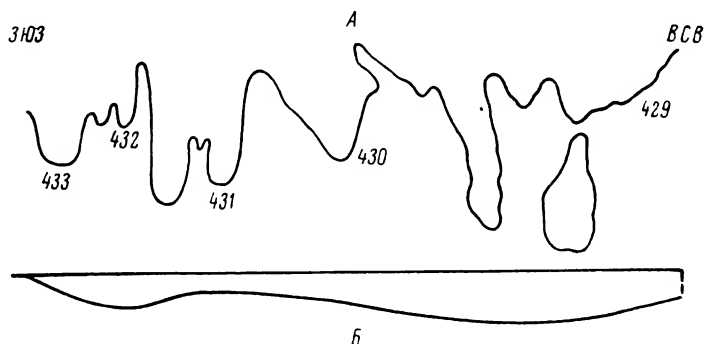


Рис. 2. План местонахождения (А) и схематическое изображение линзы с остатками *Nelumbo* (Б).

фрагментарными отпечатками листьев *Nelumbo*, также богатый комплекс преимущественно древесных растений.

В 1972 г. Алтын-Чокусу еще раз посетил один из авторов (С. Г. Жилин), который собирал (совместно с В. А. Николаевым) образцы лотоса для Ботанического музея Ботанического института АН СССР. Наиболее важным результатом этой поездки является обнаружение двух отпечатков *Nuphar* (?) sp. в восточной части местонахождения (рис. 2, обн. 429).

Краткая характеристика местонахождения

Остатки лотоса встречены в линзе (рис. 3, точка 2), сложенной алевроитовыми и изредка песчаными лигнитовыми глинами с прослоями алевроитов и мелкозернистых, реже среднезернистых песков. Линза расположена в верхней части песчано-глинистой толщи континентального происхождения, залегающей с разрывом на морской чеганской свите (латдорф) и перекрытой лагунными отложениями аральской свиты (верхи аквитана). Верхняя часть толщи во многих работах (например, Бронева, 1970) называется чаграйской свитой. Однако в данной статье мы воздерживаемся от употребления этого названия, так как отсутствие строго обозначенного стратотипа свиты, резкая разнофациальность и даже разновозрастность отложений, относимых разными авторами к чаграйской свите, делают само понятие чаграйской свиты крайне неопределенным и нуждающимся в ревизии.

В верхней части толщи имеются два местонахождения отпечатков листьев (рис. 3, точки 2, 4). Данные по одному из них (г. Сароба) неоднократно публиковались (см., например, Узнадзе, 1957; Буданцев, 1959). Список определений отпечатков листьев из второго местонахождения, обнаруженного на периферии линзы с остатками лотоса, приводится ниже. Два местонахождения известны из нижней части толщи (рис. 3, точки 1, 3).

Сравнение флористических комплексов Алтын-Чокусу с эталонными устьуртскими комплексами (датированными палеофаунистически) позволяет для верхней части толщи установить аквитанский возраст (по сходству с флорами Киньяк и Кинтыкче из слоев с *Cardium levinae* — Жилин, 1968), а для нижней — хаттский (по сходству с флорой Кумсуат, обнаруженной в слоях с *Cardium abundans*).

Район возвышенности Алтын-Чокусу в хаттское — аквитанское время, в соответствии с представлениями Бронева (1970), был частью аллювиально-озерной равнины (типа современной дельты Волги). Комплекс отложений, слагающих упомянутую песчано-глинистую толщу, свидетельствует о значительной изменчивости водного режима в разных частях равнины.

Линза протяженностью около 1 км с запада на восток хорошо обнажена, резко асимметрична, наиболее мощная (около 3 м) в ее восточном крыле (рис. 2, Б). Обнажение, пересеченное овражками, вытянутыми с СЗ на ЮВ, имеет вид параллельных, резко выступающих гряд, которые спускаются по склону в виде небольших уступов (рис. 2, А).

В нижней и средней частях линзы переполнена остатками лотоса: отпечатками корневищ, корней, листьев, листочков околоцветника и плодов. Нередко наблюдается чередование горизонтов с корневищами в их прижизненном положении с горизонтами, переполненными отпечатками листьев, черешки которых оказались в вертикальном захоронении. В тех случаях, когда листья, корневища и другие остатки лотоса встречаются в одних и тех же горизонтах, они, как правило, несут на себе следы переноса, часто деформированы и фрагментарны, что свидетельствует об аккумуляции

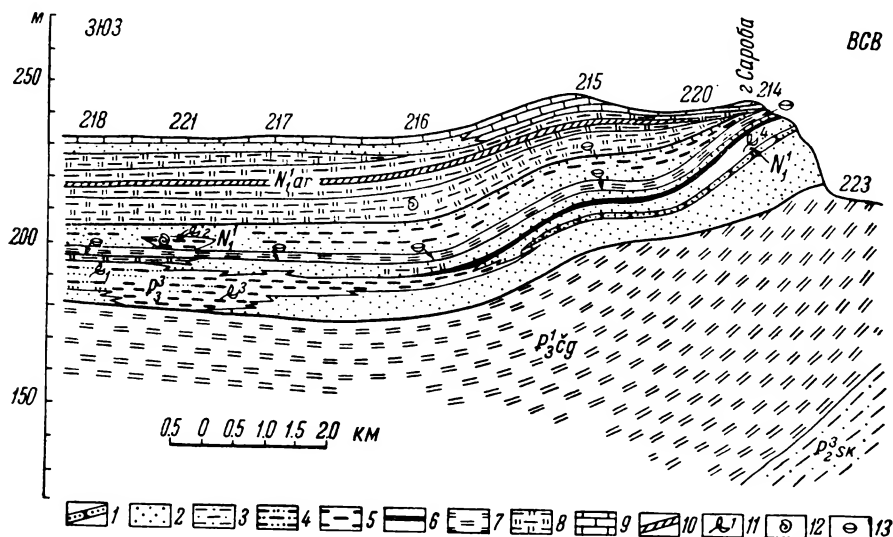


Рис. 3. Геологический разрез по чинкам (обрывам) возвышенности Алтын-Чокусу со схематическим изображением линзы с остатками *Nelumbo* (местонахождение отпечатков листьев — точка 2).

1 — песчаники кварцевые, преимущественно мелкозернистые, железненные; 2 — пески мелкозернистые, кварцевые, белые и желтые; 3 — глины песчаные, серые и коричневатосерые; 4 — алевроиты и алевроитовые глины серые и желтовато-серые; 5 — глины лигнитовые, коричневые; 6 — углистые глины, черные; 7 — глины слоистые, зеленовато-серые; 8 — глины зеленые, неслоистые; 9 — известняки белые, плитчатые; 10 — мергель; 11 — местонахождение отпечатков листьев (точки 1—4); 12 — местонахождения остатков моллюсков; 13 — местонахождения створок остракод (по Броневому, 1970, с исправлениями).

муляции их в условиях активного перемешивания растительного материала. Исследование разреза линзы показало, что в данном пункте лотос поселялся многократно и каждое повторное погребение его зарослей происходило за очень короткий срок в достаточно глубоководных условиях, о чем свидетельствует вышеупомянутое вертикальное захоронение листовых черешков и цветоножек лотоса в массивном неяснослоистом осадке, иногда до 40 см мощностью.

В верхней части линзы наблюдается прослой бурого глинистого угля мощностью 0.1—0.2 м, состоящего из довольно крупных остатков лотоса, представленных обрывками листовых пластинок, черешков, цветоножек и корневищ. Очевидно, после многократного погребения зарослей лотоса он в течение длительного времени поселялся вновь и вновь на прежнем месте. Из разных мест углистого прослоя были взяты образцы на диа孢овый (карпологический) анализ (полевые номера образцов 429/2, 430/3, 431/2, 431/3, 432/3, 433/а). П. И. Дорофеев, исследовавший их, обнаружил в них только остатки *Typha* sp.

В восточной части линзы, где ее мощность наибольшая и откуда происходит большинство находок лотоса, имеется несколько прослоев с растительными остатками, среди которых можно отметить, кроме *Nelumbo*,

главным образом неопределимые и крайне редко встречающиеся отпечатки листьев двудольных и проблематичные (но также неопределимые) отпечатки однодольных (обн. 429). Исключением является находка в 1972 г. двух фрагментарных отпечатков листьев *Nuphar* (?) sp.

В центральной части линзы помимо отпечатков листьев и корневищ лотоса встречаются также *Salvinia mildeana* Goerr. (табл. I, 5, см. вклейку), *Populus* sp. (обн. 431), а несколько западнее — плод *Trapa* (?) sp. (обн. 432). На западной оконечности линзы обнаружено богатое местонахождение растительных остатков с большим количеством фрагментарных отпечатков листьев лотоса — *N. protospeciosa*, а также *Salvinia mildeana* Goerr., *Taxodium dubium* (Sternb.) Heer, *Glyptostrobus europaeus* (Brongn.) Ung., *Cercidiphyllum crenatum* (Ung.) R. W. Brown, *Liquidambar europaea* A. Br., *Alnus feroniae* (Ung.) Czeck., *Populus* sp., *Acer monoides* Shar. ex Kiritchk., *Strelitzia* sp. Berry, *Phragmites oeningensis* A. Br. ex Heer и др. (обн. 433).

Даже этот неполный перечень видов, установленных по отпечаткам листьев, позволяет убедиться в том, что набор растений весьма обычен для флор тургайского экологического типа в Западном Казахстане (Жилин, 1968). Он интересен, однако, не как простая иллюстрация к флоре и растительности этого времени, а тем, что является конкретной совокупностью растений, произрастающих на берегу проточного водоема с зарослями лотоса. Можно с уверенностью сказать, что западная часть лотовой линзы является прибрежной, а восточная представляет собой собственно водоем.

Западнее линзы многочисленные отпечатки листьев лотоса (плохой сохранности) обнаружены в тонком глинистом прослое темного цвета (окраска обусловлена дисперсным растительным веществом), тянущемся в обнажении на протяжении 100 м, в 2—3 м выше верхней границы линзы. Непосредственно над линзой встречаются лишь неотчетливые отпечатки лотоса.

Остатки лотоса отнесены нами к виду *N. protospeciosa* Saporta (1891), описанному из аквитанских отложений Франции (Маноск). Сапорта отмечал необычайное сходство найденных им остатков лотоса с современными растениями этого рода, полагая, что описанный им вид является непосредственным предком *N. nucifera* Gaertn. Это сходство столь велико, что можно было бы говорить об их полной идентичности.

Описание остатков *Nelumbo protospeciosa* Sap.

Листья очень крупные, до 60 см и более в диаметре. Число первичных радиально расходящихся жилок варьирует от 23 до 29 (табл. I, 2; табл. II, 1, см. вклейку). Следует заметить, что отмеченные Сапорта для типа вида листья были более мелкими и с 22 жилками, в то время как у современного лотоса, как правило, от 12 до 24 главных жилок. Жилкование типичного для этого рода лучисто-сетчатого типа. Жилки многократно дихотомируют и к краю листа выходят ветви 6—7-го порядков. По краю листа они дуговидино соединяются друг с другом, образуя петли, параллельные краю листовой пластинки (табл. I, 3). В ряде случаев сохранность образцов настолько хороша, что на свежем отпечатке ясно заметны бугорчатые выросты эпидермальных клеток верхней поверхности листа. Нередко очень хорошо сохраняется так называемое «устычное пятно», расположенное на верхней стороне листовой пластинки над местом отхождения черешка (табл. I, 2), с обильным скоплением водяных устьиц. По форме этого устьичного пятна можно определить положение средней жилки, которая располагается со стороны его сердцевидной выемки. Листья надводные и плавающие при достаточно хорошей сохранности вполне различимы на отпечатках по характеру края и форме центральной части листовой пластинки. Плавающие листья плоские, без ясно выраженной волнистости по краю, в то время как стоячие листья глубоковоронковидной формы и с сильной волнистостью края сохраняют эти признаки и в ископаемом

состоянии. В большом количестве встречены изолированные и прикрепленные к корневищу подводные листья широколанцетной формы с параллельным жилкованием (табл. II, 2, 2a), которые у живых растений располагаются в узлах корневища и исполняют защитную функцию, укрывая верхушечные и боковые почки, в том числе и цветочные. При поверхностном рассмотрении они очень похожи на листья однодольных растений и могут быть ошибочно отнесены к другому роду.

В большом количестве наблюдаются корневища, часто в виде целых систем, находящихся в их прижизненном положении, некоторые из них протяженностью до 80 см и более. Корневища обычно тонкие (0.5—3 см), длинные, явно летние, что указывает на захоронение зарослей лотоса в период интенсивного роста и активного цветения растений (у современного лотоса в условиях умеренной зоны — июль—август). Очень хорошо выражено расчленение корневищ на шаровидной формы узлы, унизанные корнями, и длинные междоузлия (табл. I, 1). Наличие в большинстве горизонтов местонахождения корневищ с прикрепленными корнями хорошей сохранности — одно из наиболее убедительных свидетельств их прижизненного захоронения. На поверхности некоторых корневищ видны рубцы со следами пучка в месте бывшего прикрепления корней, утраченных в результате переноса корневищ, погребенных в некотором удалении от мест произрастания растения.

Пожалуй, одними из наиболее интересных являются отпечатки плодов, причем обычно плодоножки захоронены вертикально, а склоненные набок в период созревания плоды — в горизонтальной плоскости. Цветоножки несут часто хорошей сохранности рубцы от прикрепления тычинок и листочков околоцветника. Плоды отпечатались в основном в боковом положении (табл. II, 3, 3a). Они представлены как сравнительно молодыми стадиями (вскоре после опадения листочков околоцветника), всего 4 см выс. и около 5 см шир. в верхней части, так и более зрелыми экземплярами величиной в 6.5 см выс. и 8 см шир. Очень типична обратноконусовидная форма плодов с характерной продольной исчерченностью и волнистостью верхнего края.

Достоверные ископаемые плоды лотоса, правда очень мелкие, уже были указаны Сапорта в первоописании вида. Однако отнесение к роду *Nelumbo* вида *N. megalopolitana* Weyl. et Pflug (1961) из плиоцена Греции оказалось ошибочным. Еще менее обосновано сопоставление с плодами лотоса образований на концах олиственных побегов, определяемых как *Nelumbites minimus* Vachr. (Samylna, 1968).

Очень интересны находки листочков околоцветника. Особенно выразительным является образец (табл. I, 4, 4a) широколанцетной формы, с тупой закругленной верхушкой и хорошо выраженным параллельно-сетчатым жилкованием. При этом явно выделяются главные жилки с менее ясными между ними «вставочными» жилками. Судя по размерам (8.5 см дл. и 4 см шир. в его наиболее широкой части) и форме, это — 12—15-й листочек околоцветника, считая в центробежном направлении. Встречены также более мелкие листочки околоцветника, значительно худшей сохранности, в том числе один внешний глубоколодочковидный листочек, который условно может быть назван чашелистиком.

Случаи совместного нахождения отпечатков корневищ, листьев, плодов и лепестков *N. protospeciosa* были отмечены Сапорта в типовом местонахождении этого вида (Saporta, 1891) и Геером (Heer, 1862) на о. Уайт у южной оконечности Англии в слоях Хемпстед, которые датируются ранним олигоценом (латдорфом) или даже средним олигоценом (рюпелем). Аналогичные наблюдения были сделаны в Венгрии (Tuzson, 1913), где отпечатки лотоса (верхнеолигоценовые отложения), описанные под названием *N. hungarica* Tuzs. (таксономический синоним *N. protospeciosa*), захоронены также на месте его произрастания. В нашем случае

тафономические данные с определенностью указывают, что скопление остатков лотоса в местонахождении Алтын-Чокусу является следствием захоронения нескольких поколений лotosовых зарослей в одном водоеме, существовавшем в геологическом смысле недолгое время. Безусловно, мы имеем дело с остатками одного вида лотоса, будь то остатки макроскопические (цветоложа, плоды, листья, «лепестки», корневища) или микроскопические (пыльца, определенная отсюда же О. Н. Жежель как *Nelumbo* sp.). В то же время следует подчеркнуть, что вывод о принадлежности к одному виду *N. protospeciosa* всех встреченных в местонахождении Алтын-Чокусу вне органической связи друг с другом частей лотоса (корневищ, листьев, частей околоцветника и плодов), сделанный в настоящей статье на основании тафономического изучения местонахождения, не должен механически переноситься на случаи с другими растениями, до тех пор пока принадлежность изолированно обнаруженных органов не будет доказана очевидным образом.

Стихийно утверждающийся в палеоботанике метод параллельной номенклатуры (установление особых видовых названий для изолированных органов одного растения) свидетельствует о тенденции излишнего дробления видов. Ископаемый лотос не является исключением: помимо многочисленных «видов», описанных по отпечаткам листьев (многие из них являются синонимами *N. protospeciosa*), под особыми видовыми названиями описывались пыльца (*N. scotica* Simps., *N. genuina* Lubomirova) и плоды.

Признание систематиками двух современных видов *Nelumbo* — *N. nuscifera* Gaertn. и *N. lutea* Willd. — в значительной степени традиционно и основывается на разобщенности их ареалов. Их различие производится по таким признакам, как окраска околоцветника, а также незначительные различия в морфологии пыльцы и хромосом и в биологии. Почти все эти признаки неприменимы уже при работе с гербарными образцами. На ископаемом материале подобные ничтожные отличия, улавливаемые при наблюдении современных растений в природных условиях, установить обычно невозможно.

ЛИТЕРАТУРА

- Б р о н е в о й В. А. (1970). Средний и верхний олигоцен. В кн.: Геология СССР, XXI. Западный Казахстан. Ч. 1. Геологическое описание, кн. 1. — Б у д а н ц е в Л. Ю. (1959). Оligоценовая флора Северного Приаралья. Пробл. бот., 4. — Ж и л и н С. Г. (1968). Оligоценовая флора Устюрта. Автореф. дисс. — С н и г и р е в с к а я Н. С. (1964). Материалы к морфологии и систематике рода *Nelumbo* Adans. Тр. БИН АН СССР, сер. 1, 13. — У з н а д з е М. Д. (1957). Растительные остатки из континентальных третичных отложений Северного Приаралья. В: Сборник памяти А. Н. Криштофовича. — Я н ш и н А. Л. (1953). Геология Северного Приаралья. Стратиграфия и история геологического развития. Матер. к познанию геол. строения СССР, нов. сер., 15 (19). — Н е е р О. (1862). On certain fossil plants from the Hempstead beds of the Isle of Wight. Proc. Geol. Soc., 18. — С а м y л и н а В. А. (1968). Early Cretaceous angiosperms of the Soviet Union based on leaf and fruit remains. J. Linn. Soc. (Bot.), 61, 384. — С а р о р т а G. de. (1891). Recherches sur la végétation du niveau Aquitaniien de Manosque. Mém. Soc. Géol. Fr., 2, 9. — Т у з с о н J. (1913). Additamenta ad floram fossilem Hungariae. III. Mitt. Jahrb. k. Ung. Geol. Reichsanst., 21, 8. — В е y л а н д H. u. H. D. P f l u g. (1961). Beiträge zur fossilen Flora der Braunkohlenbecken von Megapolis im Peloponnes (Griechenland). Palaeontographica, 108 B, 3—6.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 2 VIII 1973.

В. И. Буянкин

РАСПРОСТРАНЕНИЕ *AMARANTHUS ALBUS* L. (*AMARANTHACEAE*) В СССР

V. I. BUYANKIN. THE DISTRIBUTION OF *AMARANTHUS ALBUS* L.
(*AMARANTHACEAE*) IN THE U. S. S. R.

Для европейской части России ареалы важнейших сорных растений впервые были установлены А. И. Мальцевым в 1909 году. Затем несколько шире работу по изучению ареалов сорняков провели В. Н. Любименко, А. И. Мальцев, И. Т. Васильченко и др. (Районы распространения. . ., 1935). С тех пор систематические исследования в этом направлении прекратились. В последнее время большая работа по изучению распространения видов щириц проделана Ю. Д. Гусевым (1964, 1968, 1972).

Цель нашей работы — показать на основе гербарных материалов и литературных источников время заноса щирицы белой на отдельные территории и выявить пути распространения ее по нашей стране. Учет продвижения сорных растений и картирование их ареалов необходимы для проведения предупредительных и истребительных мероприятий. Нами были использованы гербарные материалы Ботанического института АН СССР (БИНа), Всесоюзного института растениеводства (ВИРа), Главного ботанического сада АН СССР, Института ботаники Сибирского филиала АН СССР, Института ботаники АН Туркменской ССР, Института ботаники АН Казахской ССР, НИИСХ Юго-Востока, Московского, Ленинградского и Саратовского университетов, Уральского педагогического института.

По литературным данным, семена североамериканского растения *Amaranthus albus* L. были занесены к нам с корабельным балластом в 80-х годах прошлого столетия из Северной Америки (Районы распространения. . ., 1935; Мальцев, 1937; Белозеров, 1957; Левина, 1957). Эти сведения основываются, вероятно, на известной работе Е. Линдемманна (Lindemann, 1882). Однако сам Линдемманн не указывает, в каком году им было обнаружено на Херсонщине это растение. В то же время в гербарии БИНа имеется экземпляр щирицы белой, собранный Линдемманном в Одессе на вилле Ланжерона в 1869 году.

Таким образом, следует считать, что занос сорняка в Россию произошел не позже 60-х годов прошлого столетия, а первое литературное сообщение было сделано лишь в 1882 году. Еще в 1885 году Н. Зеленецкий отмечал щирицу белую в Крыму, в Симферополе, в 1897 году В. Андреев собирал ее в Евпатории, а через несколько лет она была зарегистрирована в Массандре, Феодосии, на о. Куянылы (гербарий БИНа).

С побережья Черного моря растение расселялось в южные районы Украины. Так, И. Пачоский находил это растение в середине 80-х годов в Умани, а несколько позже, в 1897 г., в Херсоне. В 1911 г. он отмечал, что в России образовались два первичных очага этого сорняка. Первый простирается от Одессы на запад и юго-запад до устья Дуная, второй охватывает весь Херсонский уезд, где сорняк встречается как обычное сорное растение на дорогах и в посевах (Пачоский, 1911). В то же время А. Яната (1911) указал третий очаг распространения щирицы — железную дорогу от Крыма до Мелитополя. Однако, как свидетельствуют гербарные материалы и некоторые литературные источники, уже в те давние годы существовали и другие очаги расселения щирицы.

Многообразие исходных пунктов объясняется характером распространения этого растения. Венгерский ботаник С. Присцер указывает на дизъюнктивный характер распространения большинства сорных растений, при котором наблюдается наличие нескольких центров расселения. Это районы с развитой промышленностью и путями сообщения. Расселяясь все шире из этих первичных мест поселения, сорняки формируют со вре-

менем сплошной ареал (Priszter, 1960). Распространению щирцы способствовали пути сообщения, в первую очередь железные дороги. Этим объясняется одновременное появление этого сорняка в различных районах страны. Дальнейшее расселение щирцы белой шло в северном и восточном направлениях. В 1922 г. растение отмечено в Харькове (гербарий БИНа), в 1926 и 1928 гг. — в окрестностях Минска и Витебска (картоотека ВИРа), в 1927 году — на железнодорожном полотне станций Москва, Тверь (гербарии МГУ и БИНа).

Распространяясь в восточном направлении, растение появилось на Дону, Северном Кавказе, Закавказье, в Поволжье. На Дону в 1925—1928 гг. были собраны гербарные материалы Н. Бондаревой, Е. Шифферс-Рафалович, С. Горшковой (гербарий БИНа). Н. Пастухов нашел щирцу белую в 1913 г. в Дагестане, в 1916 г. — в устье Кубани, в 1921 г. — в окрестностях Майкопа (гербарий БИНа). В Закавказье первые экземпляры щирцы белой были собраны в 1924 году, в Батуми и Ереване, в 1925 г. — в долине р. Вакш, в 1926 г. — в долине реки Арпа (гербарий БИНа). В картотеке гербария ВИРа имеются сведения о сборах Верзилова, нашедшего щирцу в 1911 г. на Караязском опытном поле (Тифлисская губ.).

Гербарные материалы свидетельствуют об одновременном расселении щирцы белой по обоим берегам Волги. Так, М. Г. Попов собирал это растение в Саратове еще в 1918 г. (гербарий БИНа). В 1920 г. В. Н. Чернов (1925) собрал этот сорняк в районе Камышина, а Л. Казакевич — в окрестностях Царицына. В середине 20-х годов щирца белая была уже самым обычным сорняком от Ергеней до Саратова (Казакевич, 1925). На Левобережье Волги это растение было в 1916 г. зарегистрировано Д. Виленским (1918), В. Черновым собрано в 1924 г., М. М. Ильным — в 1925 г. (Чернов, 1925). Как сообщает Л. И. Казакевич (1925), Д. Э. Янишевский встречал щирцу белую в г. Покровске (г. Энгельс) уже в 1910 г.; на западе Казахстана (Уральская область) в 1924 г. она была собрана И. В. Лариным (гербарий БИНа) и зафиксирована А. Г. Куницыным (1927).

Еще раньше щирца белая появляется в других областях Казахстана и в Средней Азии.

В. Андросов находит ее в окрестностях Ташкента — в 1914 г., Ю. Д. Цинзерлинг — на станции Арысь в 1916 г. (гербарий БИНа), А. Михельсон — в Ашхабаде в 1927 г. (гербарий АН Туркменской ССР). Почти одновременно (1926 г.) она появилась на востоке Казахстана в Семипалатинской области (Крылов, 1930).

В 1926 г. растение появилось на Дальнем Востоке (гербарий БИНа), причем В. Траншелем было отмечено, что здесь это растение еще не указывалось.

К началу 30-х годов, по мнению И. Т. Васильченко (Районы распространения. . ., 1935), северная граница ареала белой щирцы может быть проведена по линии: Киев—Харьков—Саратов; восточная граница находилась в пределах Заволжья. Однако расширение ареала наблюдалось и в последующие годы. С. В. Голицын (1945, 1947) находит щирцу белую в 1942 г. в районе Ульяновска, где она произрастала по железнодорожным насыпям. Ворошилов в 1946 г. делал сборы в г. Бресте (гербарий Главного ботанического сада). В 1945 году она найдена на севере Казахстана в Кустанайской области (Гербарий МГУ). В Карелии, как сообщает Ю. Д. Гусев (1968), Фагерстрем и Лутер (Fagerström, Luther) нашли щирцу белую в 1943 г. на железнодорожных путях у г. Петрозаводска, а в 1968 г. Гусев нашел ее на железнодорожной станции Кондопога. Самые северные находки на железнодорожном полотне зарегистрированы были в 1945 г. в Коми АССР к северу от Сыктывкара и в 1959 г. — в г. Норильске (Гусев, 1972). Известны находки в Ленинградской (гербарий БИНа) и Псковской областях, в Эстонии (Гусев, 1964, 1968). В начале 60-х годов растение появилось и в Забайкалье (Фомина, 1965).

Таким образом, за короткий срок, уже к 20-м годам на территории СССР появились многочисленные очаги распространения щирцы белой, где она встречалась вначале в качестве рудерального растения на мусор-

ных местах, у жилья, вдоль дорог и особенно часто на железнодорожных путях. В дальнейшем она проникает в посевы самых различных культур и выступает как сеgetальный сорняк. Очаги постепенно расширяются и сливаются в сплошной ареал.

Сейчас, с учетом литературных сведений и гербарных материалов, северная граница распространения этого сорняка в посевах может быть проведена приблизительно по югу Белоруссии, через Курскую, Орловскую, Калужскую, Московскую области, Мордовскую АССР, через Ульяновскую, Куйбышевскую, Оренбургскую области, Северный Казахстан. В Сибири она проходит в южной части Красноярского края, Бурятской АССР, Читинской и Амурской областей, Хабаровского края. Однако это растение может произрастать и в более северных районах, о чем свидетельствуют находки ее в Прибалтике, Коми АССР и в Заполярье.

ЛИТЕРАТУРА

Белозеров П. И. (1957). О распространении сорняков из семейства амарантовых на север европейской части СССР. Бот. ж., 42, 3. — Виленский Д. (1918). Материалы для флоры Самарской губернии. Изв. Саратовск. обл. с.-х. ст., 1, 3—4. — Голицын С. В. (1945). К вопросу об антропохорных миграциях растений. Сов. бот., XIII, 6. — Голицын С. В. (1947). О железнодорожных растениях. Сов. бот., XV, 5. — Гусев Ю. Д. (1964). Натурализация американских растений в бассейне Финского залива. Бот. ж., 49, 9. — Гусев Ю. Д. (1968). Новые и редкие адвентивные растения ленинградской и карельской флоры. Бот. ж., 53, 2. — Гусев Ю. Д. (1972). Обзор рода *Amaranthus* L. в СССР. Бот. ж., 57, 5. — Зеленецкий Н. (1906). Материалы для флоры Крыма. — Казакевич Л. И. (1925). Материалы к флоре Саратовского и Аткарского уездов. Изв. Саратовск. общ. естествоисп., 1, 4. — Крылов П. Н. (1930). Флора Западной Сибири, 4. — Кунцын А. Г. (1927). Несколько данных к флоре Нижневолжской области и Уральской губернии. Природа и сельское хозяйство засушливых областей СССР, 1—2. — Левина Р. Е. (1957). Способы распространения плодов и семян. — Мальцев А. И. (1937). Атлас важнейших видов сорных растений СССР, I. — Пачоский И. (1911). О сорно-полевой растительности Херсонской губернии. Тр. Бюро по прикл. бот., 3. — Районы распространения важнейших сорных растений в СССР. (1935). (Под редакцией В. Н. Любименко, А. И. Мальцева, И. Т. Васильченко и др.). — Фомина З. В. (1965). О новых видах сорных растений в Улан-Удэнском районе Бурятской АССР. Тр. Бурятск. СХИ, XVIII. — Чернов В. Н. (1925). Новые и редкие растения Саратовского уезда. Изв. Саратовск. общ. естествоисп., 1, 2—3. — Яната А. (1911). Очерк сорной растительности севера Таврической губернии. Тр. Бюро по прикл. бот., 5. — Lindemann E. (1882). Flora chersonensis, II. — Priszter Cz. (1960). Növénytan-allattani Tanszek adventiv gymmnövényeinek terjedese.

Уральская
сельскохозяйственная опытная станция,
г. Уральск.

Получено 14 VI 1973.

УДК 581.9 (477.9)582.776.2

В. М. Косых и В. М. Богачук

НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ КРЫМА — *IMPATIENS* *NOLI-TANGERE* L. (*BALSAMINACEAE*)

V. M. KOSYKH AND V. M. BOGACHUK. THE NEW SPECIES
FOR THE FLORA OF CRIMEA — *IMPATIENS NOLI-TANGERE* L.
(*BALSAMINACEAE*)

В статье сообщается о нахождении нового для флоры Крыма вида *Impatiens noli-tangere* L. в буковом поясе на северном макросклоне Главной гряды крымских гор.

В богатейшей флоре Крыма, насчитывающей более 2300 видов, до последнего времени отсутствовали указания на сем. *Balsaminaceae* A. Rich. Во время ботанических экскурсий по Горному Крыму летом 1972 г. нами был найден новый для флоры Крыма вид *Impatiens noli-tangere* L., ранее

не приводившийся для Крымского полуострова (Флора Крыма, 1953; Определитель высших растений Крыма, 1972).

Небольшие заросли *I. noli-tangere* обнаружены нами в Симферопольском районе, на северном макросклоне Главной гряды крымских гор в верховьях р. Большой Бурульчи. Склоны глубокой и узкой долины в нижней их части покрыты тенистым грабово-буковым лесом. Многочисленные выходы юрских известняков образуют в некоторых местах скалистые обрывы и осыпи. На одной из таких осыпей, недалеко от устья одного из безымянных правых притоков р. Большой Бурульчи, и найдены заросли *Impatiens*.

Грабово-буковый лес, растущий на склонах, имеет очень бедный подлесок, состоящий из редких экземпляров *Euonymus latifolia* (L.) Mill. и *Rubus caesius* L. В травяном покрове преобладает *Mercurialis perennis* L. На осыпях видовой состав значительно богаче. Из кустарников здесь преобладают *Corylus avellana* L., *Euonymus europaea* L., *Sambucus nigra* L., *Viburnum opulus* L., *Euonymus verrucosa* Scop., сеянцы *Acer campestre* L. и *Taxus baccata* L.

В травяном покрове в сообществе с *Impatiens noli-tangere* L. растут *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) Beauv., *Geranium robertianum* L., *Geum urbanum* L., *Ranunculus repens* L., *Chelidonium majus* L., *Urtica dioica* L., *Galium aparine* L., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh., *Saxifraga irrigua* B. Cl., *Mycelis muralis* (L.) Dum., *Chaerophyllum maculatum* Willd. ex DC., *Stachys sylvatica* L., *Lamium maculatum* L., *Salvia glutinosa* L., *Epilobium roseum* Schreb., *Poa nemoralis* L., *Valeriana nitida* Kreyer, *Viola mirabilis* L., *Scutellaria altissima* L., *Solenanthus biebersteinii*, DC., *Calamintha grandiflora* (L.) Moench, *Physospermum cornubiense* (L.) DC., *Prunella vulgaris* L., *Equisetum arvense* L., *Arum elongatum* Stev., *Geranium lucidum* L., *Symphytum tuberosum* L., *Glechoma hederacea* L.

Крымские экземпляры *Impatiens noli-tangere* L. достигают 25—60 см выс., листья эллиптические, туповатозубчатые, 2—10 см дл., 1—4 см шир.; цветоносы 2—3 см дл., цветки желтые с красноватыми крапинками в зеве; коробочки линейно-продолговатые, 1—2.5 см дл. 14 июля нами были собраны цветущие и плодоносящие растения.

Указанное выше местонахождение — недалеко от палаточного туристского лагеря, располагающегося в летнее время в долине р. Большой Бурульчи, что наводит на мысль о возможном заносе его в этот район. С другой стороны, экологические условия долины вполне соответствуют требованиям этого вида, и возможно, что он длительное время просматривался ботаниками, экскурсировавшими в этом районе.

Следует заметить, что долины Большой и Малой Бурульчи являются своеобразным убежищем для многих голарктических и палеарктических видов. Там встречаются большие заросли *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. и *Rubus idaeus* L. В долине Большой Бурульчи найдены *Chimaphila umbellata* (L.) Nutt (Каплуновский, 1964), *Daphne taurica* Kotov (Каплуновский, 1967; Котов, 1970), *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm. (Каплуновский, 1970). В той же долине собран нами *Aegopodium podagraria* L. (отсутствовавший в гербарии Никитского ботанического сада), приводившийся, по сборам Гольде, только для западной части Крыма из окрестностей с. Соколиного, Бахчисарайского района. В травяном покрове вышеприведенного описания виды с голарктическими и палеарктическими ареалами занимают более 50%. Микроклиматические условия этого района оказались благоприятными для многих довольно редких для Крыма мезофильных видов.

ЛИТЕРАТУРА

- Каплуновский П. С. (1964). О находке зимолюбки *Chimaphila umbellata* (L.) Nutt. в Крыму. Бот. ж., 49, 2. — Каплуновский П. С. (1967). О дикорастущем волчегоднике *Daphne altaica* Pall. как о новом виде для флоры Крыма. Бот. ж., 52, 4. — Каплуновский П. С. (1970). О новом для флоры Крыма папоротнике.

Бот. ж., 55, 8. — Котлов М. И. (1970). Новый вид — волчегородник крымский (*Daphne taurica* Kotov) и его генетические связи. Бот. ж., 55, 9. — Определитель высших растений Крыма. (1972). — Победимова Е. Г. (1949). Род *Impatiens* L. Флора СССР, 14. — Флора Крыма. (1953). II, 3.

Никитский
ботанический сад.

Получено 24 V 1973.

УДК 778.317 : 581.557.24 : 635.656

М. А. Проценко

УЛЬТРАСТРУКТУРА МИКОРИЗЫ ГОРОХА

M. A. PROZENKO. THE PEAS MYCORRHIZA ULTRASTRUCTURE

Проведено электронномикроскопическое изучение коровой паренхимы микоризного корня гороха. Выявлены реакции клеток коры на внедрение микоризообразующего гриба. Показано, что разветвления гиф в клетках внутренних слоев коры — арбускулы — разрушаются в результате процессов, имеющих сходство с фагоцитозом, и одновременно имеют признаки, характерные для структуры автолизующих грибов.

Как известно, при формировании микоризы у гороха, как и у других растений, эндотрофная везикулярно-арбускулярная микориза образуется в результате внедрения гриба-микоризообразователя (обычно виды рода *Endogone* сем. *Endogonaceae* порядка *Mucorales*) в корень высшего растения в зоне корневых волосков.

Гриб проникает в молодые корни через эпидермис или корневые волоски. В наружных слоях коры он распространяется между клетками или внедряясь в клетки; достигнув клеток внутренних слоев коры, прилегающих к эндодерме, он образует в них арбускулы, которые затем разрушаются. Гриб никогда не внедряется в эндодерму и не проникает в центральный цилиндр. Развитие гриба в корне растения завершается формированием пузыревидных вздутий — везикул в наружных слоях коры; везикулы принято считать покоящейся стадией.

Изучением взаимоотношений гриба и растения в эндотрофной микоризе занимались многие исследователи (см. обзоры: Келли, 1952; Харли, 1963; Gerdemann, 1968). Электронномикроскопическое изучение везикулярно-арбускулярной микоризы было проведено только у *Ornithogalum umbellatum* L. (Scannerini, Bellando, 1968).

Мы изучали ультраструктуру микоризы гороха. Сделана попытка рассмотреть полученные данные с точки зрения взаимоотношений растения и гриба-эндофита. Ультраструктура везикул микоризообразующего гриба уже была нами описана (Проценко, Шемаханова, 1974).

Материал и методы

Микоризные растения мы получали, высевая горох *Pisum sativum* L. сорта Пионер в теплице в почву, взятую с поля, где растения были естественно микоризными. В нашем материале микориза встречалась только в боковых корешках второго и третьего порядка. В связи с тем, что корешков третьего порядка у гороха немного, и так как было желательно иметь приблизительно одновозрастный материал, мы использовали в работе неразветвленные корешки второго порядка. Их разрезали на кусочки длиной 0.5—1 мм в фиксирующем растворе (3% раствор глутаральдегида в 0.067 М фосфатном буфере, pH 7.4), осторожно инфильтрировали тем же раствором и фиксировали 2 часа при комнатной температуре (фиксация без инфильтрации не обеспечивала проникновения реактивов во внутренние части корня, что создавало трудности при заливке и резке материала). Затем материал промывали 30 мин. 0.01 М фосфатным буфе-

ром, содержащим 10% сахарозы, и фиксировали 1 час 1% раствором OsO_4 в таком же буфере. Обезвоживание проводили этиловым спиртом и ацетоном, после чего заключали материал в эпон. Срезы получали на ультрамикротоме ЛКВ-3, окрашивали 10 мин. водным раствором уранил-ацетата и 5 мин. цитратом свинца по Рейнольдсу (Reynolds, 1963). Материал просматривали на микроскопе JEM-5.

Результаты

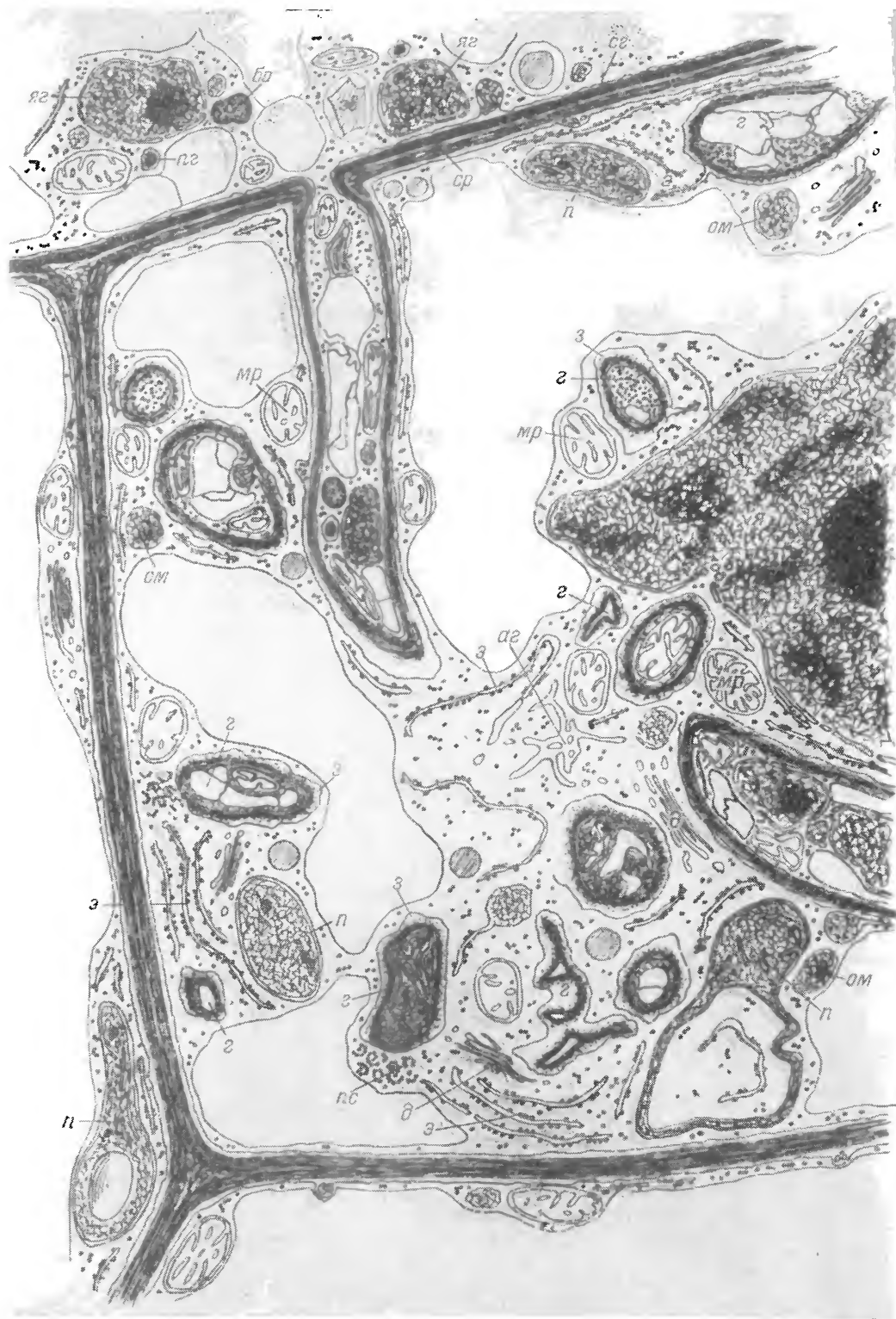
Полученные нами данные представлены в виде схемы ультраструктуры клетки корня гороха, содержащей арбускулу микоризообразующего гриба, составленной на основании электронномикроскопических фотографий (табл. I). На схеме показана также структура межклетной гифы и незараженных клеток корня. В настоящей статье приводятся, кроме того, фотографии, демонстрирующие некоторые детали ультраструктуры микоризы гороха.

Гифы гриба в коре микоризного корня гороха имеют строение, характерное для грибной клетки (Bracker, 1967). Наряду с ядрами, митохондриями, глобулами запасных веществ, микротелами, рибосомами, мембранами эндоплазматической сети в гифах встречаются два типа структур. Во-первых, отмечены гранулы электронноплотного вещества, окруженные одинарной мембраной, причем между веществом и мембраной заметна электроннопрозрачная зона (табл. II, А, см. вклейку). Во-вторых, найдены образования с довольно толстой оболочкой и зернистым содержимым (табл. II, В). Они либо имеют овальную форму, либо с перетяжкой, как бы делящиеся. Реже встречаются такие же образования амебоидной формы с менее плотным содержимым. Два типа структур, похожие на отмеченные нами, описаны в спорах одного из видов *Endogone* (Mosse, 1970). Автор этого исследования сравнивает гранулы электронноплотного вещества с пигментными гранулами в коже некоторых амфибий и считает, что они участвуют в синтезе клеточной стенки гриба, так как наблюдалось слияние мембраны, окружающей гранулы, с плазмалеммой формирующейся споры, а их содержимого с веществом стенки споры. Мы наблюдали аналогичную картину в спорах гриба, образующего микоризу гороха (Проценко, Шемаханова, 1974). В гифах внутри корня наблюдать слияние гранул со стенкой гифы не удалось.

Структуры второго типа не похожи ни на одну из органелл, известных в клетках растений и животных. Мосс называет их «бактериеподобным организмом» и предполагает, что этот организм участвует в тройном симбиозе: растение — гриб — бактерия. Это интересное явление нуждается в дальнейшем основательном изучении.

Межклетные гифы, а также гифы в клетках наружных слоев коры корня, по-видимому, не испытывают сколько-нибудь значительного влияния растения-хозяина и поэтому сохраняют структуру, характерную для этой группы грибов.

Ветви гифы, образующие арбускулу, вплоть до начала разрушения не отличаются по структуре от межклетных гиф. В ветвях арбускул присутствуют все органеллы, нормально свойственные клеткам грибов; ядра встречаются даже в мелких ветвях. В одной и той же клетке обычно можно видеть как гифы с ненарушенной структурой, так и в той или иной степени разрушенные ветви гиф. В отдельных случаях на срезе видна только стенка гриба, а центральная часть гифы занята крупной вакуолью. Нередко в гифах заметны структуры, состоящие из различным образом извитых мембран. Иногда встречается своеобразный характер роста гиф — «гифа в гифе» (табл. II, В). В этом случае на срезе видны две стенки — наружная, часто со складками, и внутренняя, окружающая цитоплазму гриба. Такой же характер роста наблюдается при нарушении углеводного обмена и автолизе у сапрофитных грибов (Esser, Minuth, 1972). Встречаются в клетках также разрушенные гифы, лишенные цитоплазмы и сплюснутые.



Т а б л и ц а I

Схема строения клетки, содержащей арбускулу микоризообразующего гриба.

Обозначения к таблицам I—III: аг — агранулярная эндоплазматическая сеть, бо — «бактерисподобный организм», г — гифа гриба, д — диктиосома, з — зона вокруг гиф, зв — запасное вещество, мг — митохондрия гриба, мз — мембрана зоны, мр — митохондрия растения, ом — органеллы с одинарной мембраной, п — пластида, пг — «пигментные гранулы», пл — плазмалемма, пс — полисомы, р — клетка растения, сг — стенка гифы гриба, ср — стенка клетки растения, ц — цитоплазма клетки растения, чв — целлюлозоподобное вещество в зоне, э — эндоплазматическая сеть, я — ядро клетки растения, яг — ядро гифы гриба.

Незараженные клетки коровой паренхимы корня гороха имеют структуру, характерную для вакуолизированной растительной клетки (Clowes, Juniper, 1968). В незараженных клетках, расположенных рядом с зараженными, ядро увеличено в разной степени в зависимости от состояния гриба в соседней зараженной клетке (Проценко, Шемаханова, 1971). В остальном структура таких клеток, по-видимому, не изменена.

При внедрении гриба в клетку гифа сужается, а затем расширяется снова в полости клетки. Внедрявшаяся гифа отделена от цитоплазмы клетки-хозяина мембраной, являющейся продолжением плазмалеммы (табл. II, Г). Между плазмалеммой и стенкой гифы имеется зона, аналогичная описанной у паразитных грибов (Ehrlich a. Ehrlich, 1971). Такая же зона наблюдается почти всегда при внедрении инородного тела в клетку — при фагоцитозе как организмов, так и твердых тел клетками животных, при экспериментальном повреждении клетки, а также при внедрении клубеньковых бактерий и микоризообразующих грибов в клетки корня растения. В клетках с неразветвленными гифами (табл. III, А, см. вклейку) в этой зоне находится вещество, сходное по виду с веществом стенки клетки. Оно плотно прилегает к стенкам гиф, а в месте внедрения гифы в клетку — к стенке клетки. Можно предположить, что это вещество сходно с целлюлозой, так как известно образование целлюлозоподобного слоя при внедрении микоризного гриба в клетку (Scannerini, Bellando, 1968). Такая же реакция растительной клетки встречается и в других случаях — при экспериментальном микроповреждении (Nims и др., 1967) или при внедрении некоторых паразитических грибов. В последнем случае образование целлюлозоподобного чехла может остановить развитие гриба, и, следовательно, такая реакция является защитной (Dickinson, 1960). Возможно, что в наружных клетках коры корня такая реакция на внедрение микоризного гриба слабее выражена, поэтому гриб продолжает развиваться, не вызывая, однако, ни повреждения клетки, ни более интенсивной реакции. Вещество, аналогичное описанному, обнаружено в микоризе орхидей, где гриб не образует арбускулы, а во всех клетках развивается в виде гиф (Borriss и др., 1971), а также при заражении растений головневыми грибами, у которых, как правило, нет гаусторий или они слабо дифференцированы и в зараженных клетках присутствуют неразветвленные гифы гриба (Fullerton, 1970).

Вокруг тонких ветвей гиф, образующих арбускулы, зона обычно электроннопрозрачна, однако вблизи стенок гиф нередко можно видеть электронноплотное вещество, наличие которого делает контур гифы размытым (табл. III, Б, В). Во всех случаях плотность вещества, заполняющего зону, меньше вблизи мембраны, чем вблизи стенки гифы. В некоторых местах мембрана непосредственно примыкает к гифам.

В клетках наружных слоев коры корня, содержащих неразветвленные гифы, цитоплазма клетки-хозяина представлена тонким слоем, расположенным вдоль стенок (табл. III, А), такой же тонкий слой цитоплазмы окружает гифы гриба. Большая часть объема клетки занята вакуолью. Не наблюдалось существенных изменений в цитоплазме и органеллах клетки.

На электронных микрофотографиях клеток внутренних слоев коры, содержащих арбускулы микоризообразующего гриба, видно большое количество срезов ветвей гиф, заполняющих клетку. Вакуоль на срезе занимает меньшую площадь по сравнению с незараженной клеткой и клеткой, содержащей неразветвленные гифы гриба, так как она раздроблена тяжами цитоплазмы и гифами. Клетки, содержащие арбускулы, имеют ряд черт, свойственных клеткам с интенсифицированным обменом веществ — молодым и секретирующим клеткам, фагоцитам, а также клеткам, содержащим паразитический гриб в начале его развития. В микоризных клетках нами отмечено увеличение объема цитоплазмы и числа органелл, особенно митохондрий и диктиосом. Ядра клеток увеличены и имеют неправильную форму. Хорошо различаются электронноплотные участки хроматина и менее плотные межхроматиновые зоны. В клетках с арбускулами, как и при заражении ржавчинными грибами, обычно сильно развита зернистая

эндоплазматическая сеть. Ее каналы, как правило, расположены вблизи ги́ф и нередко сообщаются с окружающей их зоной (табл. III, Б, Г). Агранулярная эндоплазматическая сеть мало развита, однако встречаются участки, где она преобладает над зернистой эндоплазматической сетью. В цитоплазме отмечено большое количество рибосом, которые нередко объединены в полисомы (табл. III, В). Пластиды в клетках с арбускулами имеют структуру пропластид, в них мало ламелл и отсутствуют крахмальные зерна. Иногда встречаются пластиды, имеющие на срезе форму неправильного кольца (табл. I).

В клетках с арбускулами часто видны органеллы, имеющие одинарную мембрану и умеренно электронноплотное зернистое содержимое (табл. III, Г). Иногда в центре органеллы или вблизи мембраны заметен небольшой электронноплотный участок. Нередко можно видеть контакт этих органелл с зернистой эндоплазматической сетью. Такие органеллы встречаются чаще в клетках, где ветви арбускулы имеют признаки разрушения — цитоплазма сильно вакуолизирована, органеллы неразличимы, обильны мембранные структуры. Органеллам с одинарной мембраной приписывается важная роль при фагоцитозе в клетках животных: лизосомы, содержащие комплекс гидролитических ферментов, обеспечивают разрушение объекта фагоцитоза; пероксисомы, содержащие ряд окислительных ферментов, участвуют в обезвреживании продуктов гидролиза (Allen, 1969). Обнаруженные нами органеллы трудно идентифицировать на основании одной морфологии, однако увеличение количества этих структур дает основание сравнивать процесс разрушения гриба с фагоцитозом.

В процессе разрушения арбускул изменяется общий вид зараженных клеток. Клетки, в которых гриб интенсивно разрушается, заполнены цитоплазмой с более или менее равномерно распределенными в ней остатками разрушенных ги́ф, отделенными от цитоплазмы мембраной. На последних стадиях разрушения остатки ги́ф, не поддающиеся «перевариванию», уплотняются и остаются в центральной части клетки. Цитоплазма клетки окружает тонким слоем центральный ступок, от которого она отделена мембраной, тонкий слой цитоплазмы располагается вдоль клеточной стенки. Площадь, занятая цитоплазмой, на срезе становится меньше, так как все большую часть клетки занимает вакуоль.

Таким образом, изучение микоризных корней гороха показало, что как межклетные, так и неразветвленные внутриклеточные ги́фы микоризообразующего гриба имеют обычную для грибной клетки структуру. Арбускулы до начала их разрушения не отличаются по внутренней структуре от неразветвленных ги́ф.

При внедрении микоризообразующего гриба в клетки корня вокруг ги́ф формируется зона, ограниченная мембраной цитоплазмы клетки, что характерно для многих типов взаимоотношений эндофита и клетки-хозяина.

Реакция на внедрение гриба в клетках наружных слоев коры выражается в образовании вокруг ги́ф чехла из целлюлозоподобного вещества. В остальном ни гриб, ни клетка не претерпевают существенных изменений.

Зона вокруг тонких ветвей арбускулы отличается от зоны вокруг ги́ф в клетках наружных слоев коры отсутствием в ней целлюлозоподобного вещества и сходна в этом отношении с зоной вокруг гаусторий ряда паразитных грибов. В клетках, содержащих арбускулы, в отличие от клеток с неразветвленными ги́фами, отмечены признаки интенсификации обмена веществ. Такая интенсификация, а также увеличение числа структур с одинарной мембраной дают основание полагать, что в разрушении арбускул участвуют те же механизмы, что и при фагоцитозе в клетках животных.

Обсуждение результатов

Изучение ультраструктуры микоризы гороха показало, что в зависимости от положения клетки по радиусу корня характер взаимоотношений между грибом-микоризообразователем и клеткой растения различается.

В наружных клетках коры они более уравновешены, чем во внутренних. Аналогичная картина описана Гриффитцем в 1971 г. при заражении корней гороха и томата *Verticillium dahliae*. В этом случае реакция клеток внутренних слоев коры корня заключается в образовании лигниновых трубок, задерживающих и останавливающих развитие гиф; такие трубки не образуются в наружных слоях клеток. Возможно, что это различие обусловлено разным физиологическим состоянием клеток корня. Известно, что в процессе формирования коры корня клетки внутренних и наружных слоев возникают не одновременно (Эсау, 1969), вероятно, эта разница сказывается на их способности реагировать на внедрение гриба. Кроме того, по-видимому, имеет место убывающий градиент концентрации ассимилятов в горизонтальном направлении от флоэмы к периферии корня. Поскольку углеводы играют ведущую роль в питании грибов, живущих за счет высших растений (Smith и др., 1969), такой градиент может оказать существенное влияние на взаимоотношения гриба и клетки растения. В пользу этого предположения говорят данные о том, что в клетках зоны корневых волосков (той зоны, куда внедряются микоризообразующие грибы) концентрация сахаров выше, чем в других зонах корня (Обручева, 1965; Görging, 1970). Изменение концентрации сахаров по радиусу корня в этих работах не учитывалось.

Возможно, что неодинаковый характер роста гриба в наружных и внутренних клетках коры зависит не только от физиологической разницы между этими клетками, но и от свойств самого гриба. Известно, что для некоторых представителей мукоровых, к которым близки *Endogonaceae*, характерны разные формы роста — воздушный бесплодный мицелий, субстратный мицелий, ризоиды, столоны, спорангиеносцы (Наумов, 1954). Можно предположить, что форма роста гриба в наружных клетках коры соответствует субстратному мицелию мукоровых, а арбускулы во внутренних клетках — ризоидам. В связи с этим интересно отметить, что микоризообразующие грибы с септированным мицелием никогда не образуют арбускулы, и ни у одного из видов высших грибов не отмечены ризоиды.

Полученные нами данные по ультраструктуре микоризы гороха позволяют присоединиться к высказанному ранее мнению, что микоризообразующий гриб ведет себя как слабый патоген, распространение которого в тканях корня ограничивается растением-хозяином (Келли, 1952; Горбунова, 1957).

Работа выполнена при постоянной помощи Н. М. Шемахановой, Л. В. Метлицкого и Н. В. Обручевой, за что приношу им глубокую благодарность.

ЛИТЕРАТУРА

- Горбунова Н. П. (1957). О взаимоотношении гриба и высшего растения в эндотрофных микоризах везикулярного типа. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 29 : 38—47. — Келли А. (1952). Микотрофия у растений. — Наумов Н. А. (1954). Флора грибов Ленинградской области. 1. Архимиды и фикомицеты. — Обручева Н. В. (1965). Физиология растущих клеток корня. — Проценко М. А., Н. М. Шемаханова. (1971). Влияние микоризообразующего гриба на размеры ядра и ядрышка в клетках корня гороха *Pisum sativum* L. Микол. и фитопатол., 5, 4 : 335—339. — Проценко М. А., Н. М. Шемаханова. (1974). Об ультраструктуре наружных и внутрикорневых везикул микоризообразующего гриба. Микол. и фитопатол., 8, 4. — Харли Дж. Л. (1963). Биология микоризы. В сб.: Микориза растений. — Эсау К. (1969). Анатомия растений. — Аллен Дж. М. (1969). Lysosomes in bacterial infection. In: Lysosomes in biology and pathology, 2. — Боррисс Н., Е. Јесхке, Л. Бартсх. (1971). Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Ultrastruktur der Orchiden-Mycorrhiza. Biol. Rundschau, 9 : 177—180. — Бракер С. Е. (1967). Ultrastructure of fungi. Ann. rev. phytopathol., 5 : 343—374. — Словес Ф. А. Л., В. Е. Јунипер. (1968). Plant cells. Bot. monographs, 8., Blackwell Sci. publications. — Дикinson С. (1960). The mechanical ability to breach the host barrier. In: Plant Pathology. An advanced treatise, 2 — Эрлич М. А. а. Н. Г. Эрлич. (1974). Fine structure of the host-parasite interfaces in mycoparasitism. Ann. rev. phytopathol., 9 : 155—194. — Эссер К., В. Минутх. (1972). Abnormal cell wall structure in rhythmically growing mycelia of *Podospira anserina*. Cytobiology, 5 : 319—323. — Fullerton R. A. (1970). An electron microscope study of the intracellular hyphae of some smut fungi (*Ustilaginales*). Austral. J. Bot.,

18 : 285—292. — Gerde mann J. W. (1968). Vesicular-arbuscular mycorrhiza and plant growth. Ann. rev. phytopatol., 6 : 397—419. — G ö r u n g H. (1970). Zur Regulation des Zuckerspiegels in pflanzlichen Geweben. Biol. Zentralbl., 89 : 343—358. — Lewis D. H., J. L. Harley. (1965). Carbohydrate physiology of mycorrhizal roots of beech. New phytologist, 64 : 224—269. — M o s s e B. (1970). Honey-coloured, sessile *Endogone* spores : II. Changes in fine structure during spore development. Archiv Microbiol., 74 : 129—145. — N i m s R. C., R. S. Halliwell, D. W. Rosenberg. (1967). Wound healing in cultured tobacco cells following microinjection. Protoplasma, 64 : 305—314. — R e y n o l d s E. S. (1963). The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. J. cell. biol., 17 : 201—213. — S c a n e r i n i S., M. Bellando. (1968). Sull'ultrastruttura delle micorrize endotrofiche di *Ornithogalum umbellatum* L. in attivita vegetativa. Atti della Accad. delle Sci. Torino, 102 : 795—809. — S m i t h D., L. Muscatine, D. Lewis. (1969). Carbohydrate movement from autotrophs to heterotrophs in parasitic and mutualistic symbiosis. Biol. Rev., 44 : 17—90.

Институт биохимии
им. А. Н. Баха
Академии наук СССР,
Москва.

Получено 7 II 1973.

УДК 581.4+576.3+581.3 : 582.951.4

М. З. Лунева, В. А. Поддубная-Арнольди и Х. Х. Джалилова

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ И ЦИТОЭМБРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ И ГИБРИДОВ *NICOTIANA*

M. Z. LUNEVA, V. A. PODDUBNAYA-ARNOLDI
AND KH. KH. DZHALILOVA. MORPHOLOGICAL
AND CYTOEMBRYOLOGICAL INVESTIGATIONS OF SOME SPECIES
AND HYBRIDS OF *NICOTIANA*

Исследованы виды *Nicotiana glauca* ($2n=24$) и *N. rustica* ($2n=48$), а также гибриды *N. rustica* × *N. glauca* ($2n=36$) и *N. rustica* × *N. didebta* ($2n=72$). При скрещивании *N. rustica* × *N. glauca* обнаружены амфидиплоиды, сесквидиплоиды и анеуплоиды с более или менее сильными нарушениями правильности течения микроспорогенеза и развития мужского гаметофита. Гибрид *N. rustica* × *N. didebta* обнаружил полную стерильность.

Род *Nicotiana* довольно полиморфный. В монографии Гудспида (Goodspeed, 1954) приведено морфологическое описание 60 видов, а в работе Е. Н. Псаревой (1963) упоминается уже 70 видов *Nicotiana*. Этот род представляет большой интерес не только для систематики и филогении, но и для цитогенетики. Он привлекает к себе внимание еще со времен Кэльрейтера, который получил первые гибриды от скрещивания некоторых видов *Nicotiana*. В настоящее время число межвидовых гибридов, полученных в этом роде, весьма значительно. В монографии, опубликованной Костовым (Kostoff, 1941—1943), дано морфологическое и цитогенетическое описание 181 гибрида, полученных от скрещивания между собой разных видов *Nicotiana* с одинаковыми и разными числами хромосом. Кроме того, Костовым дано описание 14 амфидиплоидов *Nicotiana*.

За последнее время, в связи с исследованиями Нича (Nitsch, 1969), который разработал метод массового получения андрогенных гаплоидов из пыльцевых зерен некоторых видов *Nicotiana*, интерес к изучению представителей этого рода значительно возрос. Несмотря на то что в литературе уже описано много гибридов, гаплоидов, тетраплоидов и амфидиплоидов в роде *Nicotiana*, Н. В. Цициным предприняты новые, оригинальные исследования по гибридизации между древесными и травянистыми видами *Nicotiana*. В результате этого были получены новые, ранее не известные гибриды, тетраплоиды и амфидиплоиды *Nicotiana* (Цицин, 1960, 1966а, б, 1970; Лунева, 1963, 1965; Лунева, Бутенко и Поддубная-Арнольди, 1970, 1972; Лунева, Поддубная-Арнольди и Бхандари, 1972).

Особый интерес представляет скрещивание травянистого вида *N. rustica* ($2n=48$) с древовидным видом *N. glauca* ($2n=24$), которое удается с большим трудом. Это скрещивание издавна привлекало к себе внимание и проводилось в разное время рядом исследователей. Впервые гибриды между *N. rustica* и *N. glauca* ($2n=36$) были получены Терновским (1935). Позднее их удалось получить Костову (1935) и Жукову (1941). Однако полученные этими учеными растения первого поколения оказались бесплодными, так как мейоз при микроспорогенезе у них был сильно нарушен и пыльца была совершенно стерильной. Поэтому в практической селекции не удалось использовать ценные свойства полученных гибридов. С целью преодоления у них бесплодия и создания новых форм растений, сочетающих полезные признаки древовидных и травянистых видов *Nicotiana*, а также с целью изучения формообразовательного процесса, в лаборатории отдаленной гибридизации под руководством Н. В. Цицина, это скрещивание было повторено М. З. Луневой. Опыты в этом направлении были начаты в 1955 г. и в 1958 г. увенчались успехом (Цицин, 1960, 1966а, 1966б; Лунева, 1963, 1964, 1965). В условиях открытого грунта при определенных приемах выращивания были получены гибридные растения первого поколения от скрещивания *N. rustica* $\times$ *N. glauca*, отличающиеся частичной плодовитостью, в то время как раньше эти гибриды считались абсолютно бесплодными. Специальные исследования фертильности пыльцы и направления формообразовательного процесса последующих поколений показали, что частичная фертильность первого поколения гибрида *N. rustica* $\times$ *N. glauca*, обнаруженная в условиях открытого грунта Москвы, объясняется тем, что под влиянием пониженных температур у гибридов так же, как и у родительского вида *N. glauca*, формируются нередуцированные гаметы (Лунева, 1970а). В результате скрещивания *N. rustica* $\times$ *N. glauca* были получены амфигаплоиды ($2n=36$) и сесквидиплоиды с 1 геномом *N. rustica* и 2 геномами *N. glauca* ($2n=48$). Свойственный отдаленным скрещиваниям формообразовательный процесс наиболее часто наблюдается в F_2 — F_3 , а в потомстве сесквидиплоидов и в более старших поколениях. Изучение основных морфологических признаков и подсчет числа хромосом показали, что формообразование как у амфигаплоидов, так и у сесквидиплоидов направлено в основном в сторону возникновения амфидиплоидов с полным набором хромосом ($2n=72$) или анеуплоидов с недостатком 1—2 хромосом (Лунева, 1970б). В незначительном числе случаев были выделены сесквидиплоиды с 2 геномами *N. rustica* и 1 геномом *N. glauca* ($2n=60$), а также анеуплоиды с нехваткой 1—2, а иногда и большего числа хромосом. Гибриды, отличающиеся по числу хромосом, имели различия по морфологическим признакам, а также по плодовитости. Амфидиплоиды ($2n=72$) очень мощные, многолетние древовидные растения, высотой 170—210 см. Они холодостойки и устойчивы к различного рода заболеваниям. Многие признаки у них носят промежуточный характер между родительскими формами. Цветки крупнее, чем у амфигаплоидов и сесквидиплоидов. Длина цветка ближе к *N. glauca*, диаметр отгиба венчика шире, чем у *N. rustica*. Амфидиплоиды обычно отличаются значительной плодовитостью. Сесквидиплоиды ($2n=60$) по внешнему виду имеют сильно выраженные признаки махорки и очень низкую плодовитость. Высокую стерильность обнаруживают также анеуплоиды как амфидиплоидного, так и сесквидиплоидного происхождения. В результате выявленных различий по морфологическим признакам и по плодовитости было решено исследовать микроспорогенез и развитие мужского гаметофита. Из большого числа исследованных гибридов F_2 *N. rustica* $\times$ *N. glauca* наиболее интересными оказались растения № 136/69, выделенное из потомства сесквидиплоида ($2n=48$), и растения под номерами 70/69, 285/69 и 152/69, выделенные из потомства амфигаплоида ($2n=36$). Кроме того, был исследован гибрид *N. rustica* $\times$ *N. glauca* (№ 306/69). На описании гибридных растений мы остановимся несколько позднее, а сейчас перейдем к описанию родительских форм.

N. rustica L. ($2n=48$) — однолетнее травянистое растение, в диком виде не найдено. Используемая нами *N. rustica* var. *humilis* имеет сердце-

ТАБЛИЦА 1

Основные морфологические признаки у исследованных гибридных растений *Nicotiana rustica* × *N. glauca*

№ растения	Происхождение	Число хромосом (2n)	Высота растений, см	Число листьев от восхода до цветения	Начало цветения	Число листьев	Поверхность листовой пластинки	Окраска листа	Восковой налет	Антоциан	Пышность	Опушенность	Плодовитость
136/69	F ₂ секвидиплоида	70	175	121	21	24	Слабо выпученная	Зеленая	Очень слабый	Ясный	Слабая	Слабая	Почти стерильное
70/69	F ₂ амфиаллоида	72	195	116	15	21	Почти гладкая, блестящая	Темно-зеленая	Нет	Слабый	Сильная	Средняя	Фертильное
285/69	»	60	155	117	14	19	Слабо выпученная	Зеленая	»	Нет	Слабая	Сильная	Частично фертильное
152/69	»	58	70	163	30	20	Сильно выпученная	Темно-зеленая	»	»	Нет	»	Стерильное

видные, черешковые листья зеленой окраски. Стебель и листья сильно опушены, антоциан и восковой налет отсутствуют.

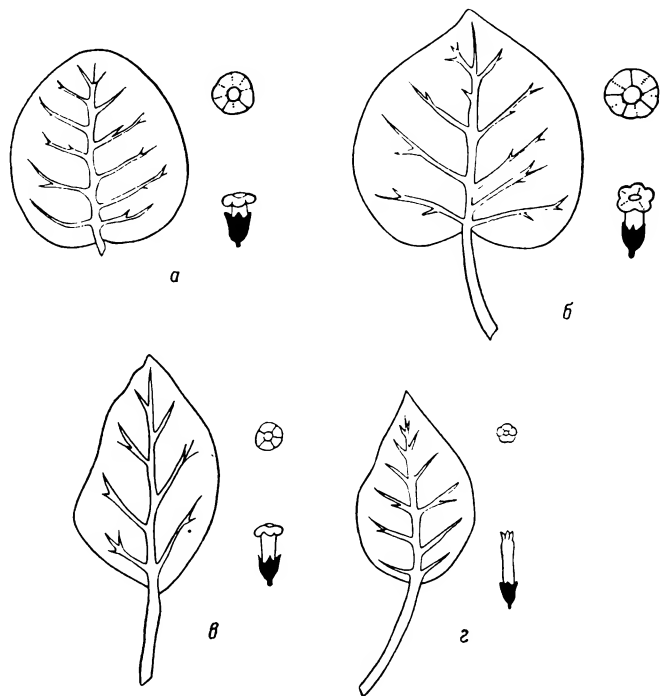
N. glauca Grah. (2n=24) — дикий древовидный многолетний вид табака, встречающийся в Аргентине, Боливии, Бразилии, Перу, обладает высокой холодостойкостью (выдерживает заморозки до —7—8°) и устойчивостью к ряду заболеваний. У него копьевидные сизые листья с длинными черешками. Стебель и листья без опушения, с восковым налетом и антоцианом.

N. didebta Ternov. (2n=96) — амфидиплоид, полученный Терновским (1962) от скрещивания дикого вида *N. debney* Domin. (2n=48) с *N. tabacum* L. (2n=48). Он характеризуется устойчивостью к ряду заболеваний. Листья у него полусидячие, светло-зеленые, цветки розоватые.

У видов *N. glauca* и *N. rustica* были исследованы мейоз при микроспорогенезе и развитие мужского гаметофита. Нами обнаружено, что развитие микроспор и мужских гамет протекает у них обычно правильно. Однако изредка у *N. glauca* мы наблюдали и диады, которые, по-видимому, образуются в результате реституционного деления и имеют ядра с диплоидными числами хромосом. Возможно, что образование диад у *N. glauca* (2n=24) обусловлено наследственной склонностью к этому явлению.

По характеру течения микроспорогенеза и гаметогенеза оба исследованных вида сходны. Отличия заключаются лишь в числах хромосом: у *N. glauca* 2n=24, а у *N. rustica* 2n=48. Пыльца у этих видов фертильна почти на 100% и отлично прорастает на искусственной питательной среде, состоящей из 1% агар-агара + 10% сахарозы. Через сутки после посева пыльцы на искусственную питательную среду в пыльцевых трубках *N. glauca* и *N. rustica* были об-

наружены малоплазменные спермий-клетки с овальными ядрами, лишенными ядрышек. Мейоз у этих видов *Nicotiana* мы исследовали с той целью, чтобы выяснить, не будут ли хромосомы этих видов отличаться друг от друга, что облегчило бы выявление геномов у гибридов. Но, к сожалению, ощутимых различий в форме и размерах хромосом у них не обнаружено, что не дает возможности отличить разные геномы друг от друга на основании морфологии и размеров их хромосом. У всех исследованных нами видов табака хромосомы в мейозе имеют округлую форму и сходные размеры. У гибридов, амфидиплоидов и автотетраплоидов *Nicotiana* хромосомы в мейозе при образовании микроспор, так же как и у родительских видов, округлой формы, но микроспорогенез и гаметогенез у них протекают более или менее неправильно.



Т а б л и ц а I

Листья и цветки: а — *N. rustica*, б — сескви́диплоида, в — амфи́гап-
лоида, г — *N. glauca*.

Исследование микроспорогенеза и гаметогенеза как у родителей, так и у гибридов мы производили ускоренным методом на ацетокарминовых препаратах. Проращивали пыльцу на искусственной питательной среде, состоящей из 1% агар-агара+10% сахарозы.

Характеристики исследованных нами гибридных растений *N. rustica* × *N. glauca* по некоторым морфологическим признакам и по числу хромосом приведены в табл. 1 и 2, а по плодовитости — в табл. 3. Кроме того, рисунки на табл. I дают представление о листьях и цветках исходных видов *N. rustica* (а) и *N. glauca* (г), а также их гибридов сескви́диплоида (б) и амфи́гаплоида (в).

Растение 136/69 оказалось анеуплоидом, оно имело $2n=70$. Этот гибрид довольно мощное древовидное растение, высотой 175 см. Пасынковость у него была выражена слабо, поверхность листовой пластинки слабо вспученная, окраска листа зеленая. Опушение стебля слабое, восковой налет очень слабый, но антоциан выражен довольно ясно. Число дней от всходов до цветения равно 121. Гибрид этот почти полностью стерилен. Мейоз при микроспорогенезе протекает у него с большими нарушениями, в результате чего пыльца стерильна на 84.5%. Для этого гибрида характерно, что наряду с нормальными тетрадами, у которых все микроспоры

ТАБЛИЦА 2
Размеры листа (средний ярус) и цветка
у исследованных гибридных растений
Nicotiana rustica × *N. glauca*

№ расте- ния	Происхождение	Число хромосом (2n)	Лист, см				Цветок, мм		
			длина	ширина	отношение длины к ширине	длина черешка	длина	ширина	диаметр отверстия в ведре
136/69	F ₂ сесквидиплоида	70	25	14	1.8	9	32	17	7
70/69	F ₂ амфигаплоида	72	25	15	1.7	8	35	20	8
285/69	» »	60	24	13	1.8	7	27	15	6
152/69	» »	58	30	21	1.4	4	24	21	8

одинаковы и хорошо развиты, встречаются и ненормальные тетрады с разными числами дегенерирующих микроспор (3 нормальные + 1 дегенерирующая; 2 нормальные + 2 дегенерирующие; 1 нормальная + 3 дегенерирующие; 0 нормальных + 4 дегенерирующие); кроме того, и полиады могут иметь разные числа дегенерирующих микроспор или даже все микроспоры полиады могут быть дегенерировавшими. Дегенерирующие микроспоры в этих тетрадах и полиадах имеют темноокрашенные бесструктурные пикнотические ядра, лишенные ядрышек.

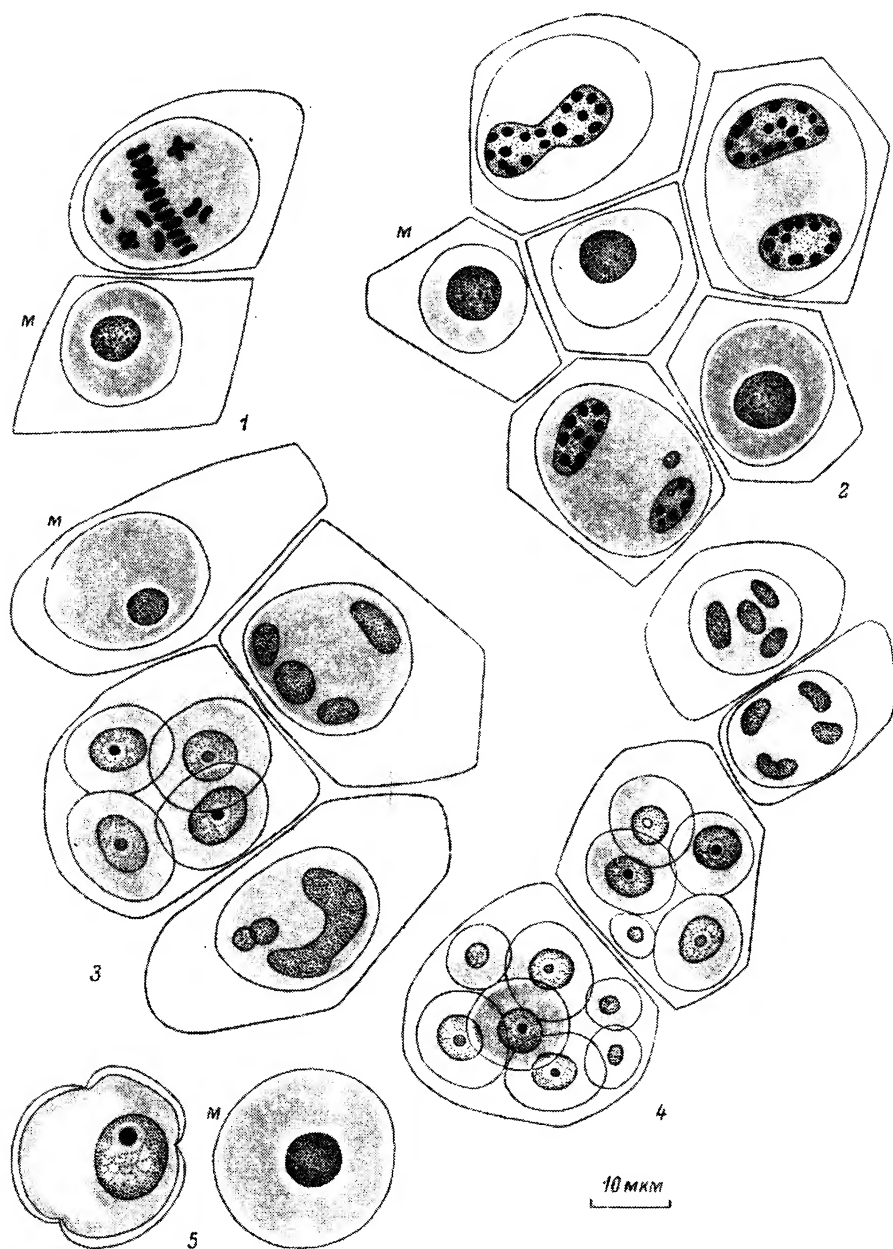
Растение 70/69 оказалось амфидиплоидом (2n=72). Оно было довольно мощным многолетним древовидным, высотой до 2 м и отличалось обильной пасынковостью, почти гладкой блестящей поверхностью темно-зеленой листовой пластинки. Стебель имел слабое опушение и очень слабый восковой налет. Период от всходов до цветения 116 дней. Растение довольно плодовито, хотя нормальное течение мейоза при микроспорогенезе у него несколько нарушено. У этого амфидиплоида обнаружено значительное число диад микроспор. В некоторых тычинках мы наблюдали наличие диад во всех пыльниках одного и того же цветка. Диады микроспор у гибридов табака, как и у других гибридов, образуются вследствие выпадения мейоза и замены его реституционным делением, при котором происходит удвоение числа хромосом.

Растение 285/69 — сесквидиплоид (2n=60). Оно имело высоту 155 см, пасынковость у него была слабой, листья слабо вспученные, зеленые, опушение стебля сильное, восковой налет и антоциан не обнаружены. Промежуток времени от всходов до цветения 117 дней. Гибрид этот частично фертилен. Характерным нарушением правильности течения мейоза у него является задержка в делении и даже отсутствие деления некоторых материнских клеток микроспор. Не разделившиеся материнские клетки

ТАБЛИЦА 3
Плодовитость исследованных гибридных растений
Nicotiana rustica × *N. glauca*

№ расте- ния	Происхождение	Число хромо- сом (2n)	Ана- лизи- ровано коро- бочек	Из них		Получено семян		Вес 1000 шт. семян, мг
				пустых	с семе- нами	всего	на 1 коро- бочку	
136/69	F ₂ сесквидиплоида	70	10	6	4	44	11	Не опред.
70/69	F ₂ амфигаплоида	72	10	0	10	1115	115	317
285/69	» »	60	27	17	10	630	63	159
152/69	» »	58	0	0	0	0	0	0

микроспор (монады) видны были на всех фазах мейоза вплоть до образования одноядерных пыльцевых зерен (табл. II). Если такие материнские клетки микроспор делились, то они делились значительно позднее, когда



Т а б л и ц а II

Микроспорогенез у гибрида *N. rustica* × *N. glauca* (№ 285/69).

1 — метафаза I деления и неделящаяся материнская клетка микроспор (МКМ); 2 — телофаза I и 3 неделящаяся МКМ; 3 — тетрада и неделящаяся МКМ; 4 — нормальные и ненормальные тетрады и полиады; 5 — одноядерное пыльцевое зерно и неделящаяся МКМ (м — монады).

другие материнские клетки уже превращались в тетрады микроспор и по своему виду отличались от других клеток и ядер меньшими размерами, более интенсивной окраской, бесструктурностью ядер, отсутствием распада тетрады на отдельные микроспоры. По-видимому, подобные мате-

ринские клетки микроспор делятся митотически и имеют диплоидное число хромосом (табл. II, 3—4).

Растение 152/69, оказавшееся анеуплоидом ($2n=58$), не отличалось мощностью и по общему габитусу было ближе к *N. rustica*. Его высота равнялась всего лишь 70 см. Листья были сильно вспученными, темно-зеленой окраски, сильно опушенные. У стеблей восковой налет и антоциан отсут-



Т а б л и ц а I I I

Образование синцитиев с большим числом хромосом при микроспорогенезе у гибрида *A. rustica* × *N. glauca* (№ 152/69).

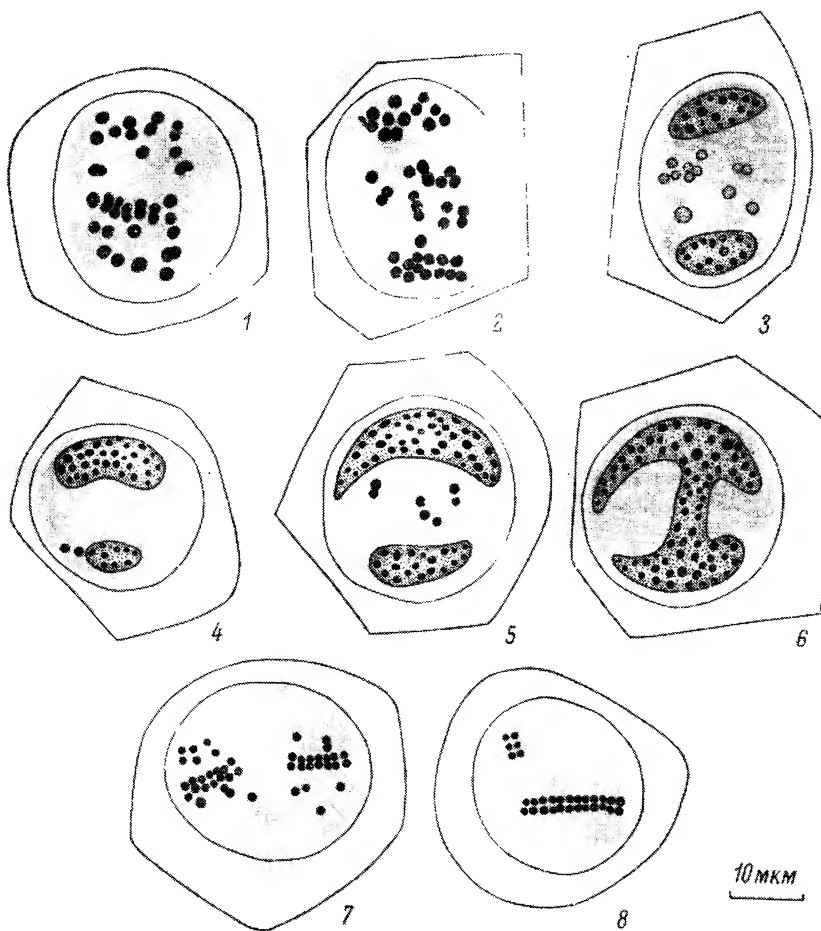
1—2 — метафаза I мейоза в одноядерных материнских клетках микроспор (МКМ); 3 — метафаза I мейоза в четырехъядерной МКМ; 4 — анафаза I мейоза в трехъядерной МКМ; 5 — метафаза I мейоза в 12-ядерной МКМ; 6 — метафаза I мейоза в многоядерной МКМ, в одной пластинке (а) несколько сотен хромосом.

ствовали, не было и пасынков. Это растение было совершенно стерильным. В соответствии с этим мейоз при микроспорогенезе у него очень сильно нарушен.

Наряду с обычными для гибридов нарушениями, выражающимися в частично или полном отсутствии конъюгации хромосом, в образовании уни- и поливалентов наряду с бивалентами в образовании микроядер и полиад, в дегенерации ядер и клеток мы наблюдали гигантские скопления хромосом. Такое явление обусловлено отсутствием образования клеточных оболочек между ядрами материнских клеток микроспор и слиянием фигур деления. При этом мы наблюдали двух-, трех-, четырех- и многоядерные

археспориальные комплексы (синцитии), с числом хромосом, достигающим в некоторых случаях нескольких сотен (табл. III, 6).

При описании мейоза у гибридов *N. rustica* × *N. glauca* мы приводим рисунки (табл. II—III) лишь таких характерных признаков его, которые ранее мы не наблюдали у других гибридов табака и которые не были описаны в литературе.



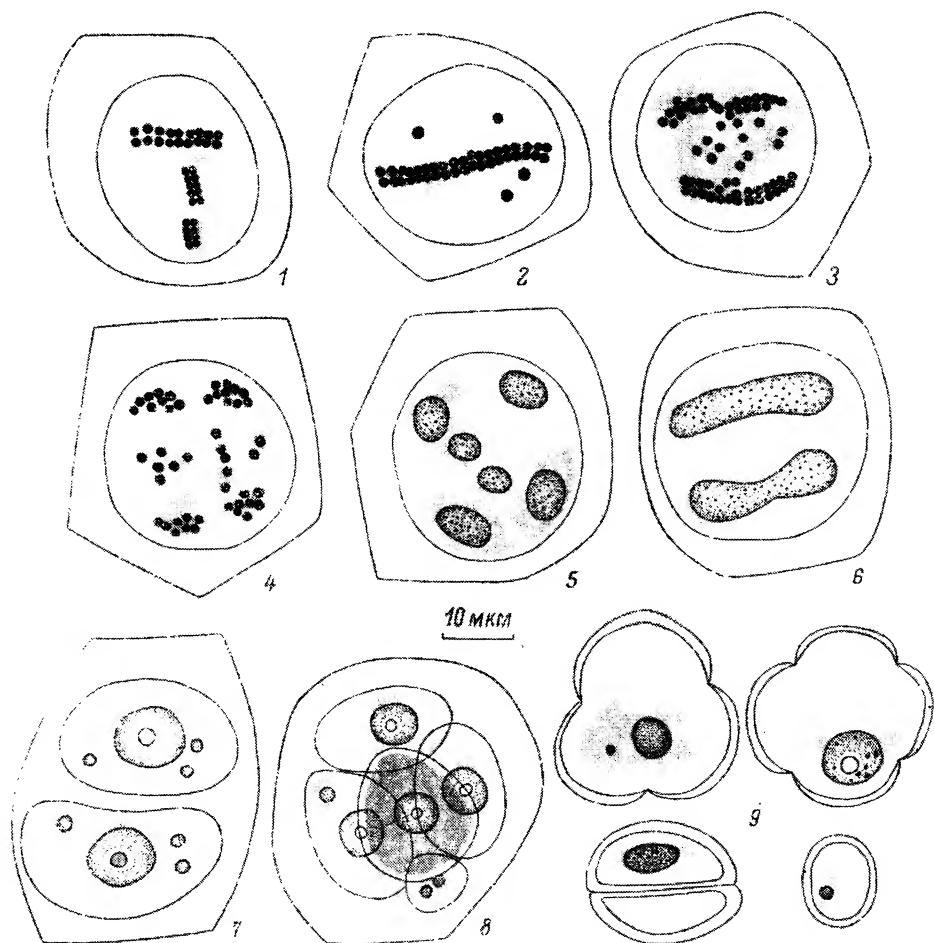
Т а б л и ц а IV

Микроспорогенез у гибрида *N. rustica* × *N. didebta* (№ 306/69).

1—2 — метаанафаза I мейоза; 3—5 — телофаза I мейоза с микроядрами; 6 — реституционное ядро в материнской клетке микроспор; 7—8 — метафаза II мейоза.

Кроме гибридов *N. rustica* × *N. glauca* микроспорогенез и гаметогенез были исследованы у F_1 трехгеномного гибрида, полученного Луневой (1970а) от скрещивания *N. rustica* ($2n=48$) с *N. didebta* ($2n=96$). Наибольший интерес представило растение 306/69 ($2n=72$), которое по фенотипу скорее можно было отнести к *N. rustica* (особенно в молодом возрасте до фазы цветения). Однако по мощности развития (его высота была равна 190 см) и по розовой окраске венчика оно более сходно с *N. didebta*. Растение 306/69 было совершенно стерильным. Мейоз при микроспорогенезе протекает у него настолько неправильно, что вся пыльца является стерильной (табл. IV и V). Хромосомы чрезвычайно редко конъюгируют друг с другом, расходятся к полюсам крайне неодновременно и беспорядочно. Часто хромосомы не включаются в основные ядра, в результате чего обра-

зуются дополнительные микроядра, число которых в одной и той же клетке колеблется от 1 до 12. Очень часто как в первом, так и во втором делениях мейоза возникают реституционные ядра с двойным числом хромосом, чрезвычайно разнообразной формы и величины (табл. IV, 6). Наряду с тетрадами возникают диады, триады и полиады с ядрами и клетками разной величины и формы, с разными числами хромосом. Пыльцевые зерна в подавляющем большинстве случаев дегенерируют на одноядерной стадии



Т а б л и ц а V

Микроспорогенез у гибрида *N. rustica* × *N. didebta* (№ 306/69).

1—2 — метафаза II мейоза; 3—4 — анафаза II мейоза; 5 — телофаза II мейоза; 6 — диады без микроядер; 7 — диада с микроядрами; 8 — пентада с микроядрами; 9 — дегенерирующие одноядерные пыльцевые зерна.

развития (табл. V, 9). У этого гибрида даже в единичных случаях мы не наблюдали возникновения двухклеточных пыльцевых зерен.

Таким образом, мейоз при образовании микроспор у исследованных нами гибридов табака протекает с большими или меньшими нарушениями, что приводит к большей или меньшей стерильности пыльцы и, несомненно, влияет на степень плодовитости.

Характерной чертой гибридов *N. rustica* × *N. glauca* является образование диплоидных микроспор, которые впоследствии могут дать начало диплоидным гаметам. Возникновение сесквидиплоидов и амфидиплоидов, часто наблюдаемое в потомстве гибрида от скрещивания *N. rustica* × *N. glauca*, по-видимому, объясняется наследственной склонностью к об-

разованию диплоидных микроспор под воздействием низкой температуры. Полная стерильность гибрида *N. rustica* × *N. debneyi* объясняется, очевидно, наличием в этой комбинации скрещивания трех чуждых друг другу геномов (*N. rustica* n=24, *N. debneyi* n=24 и *N. tabacum* n=24).

ЛИТЕРАТУРА

Жуков Н. И. (1941). Переделка природы растений путем межвидовой гибридизации в роде *Nicotiana*. В сб.: Селекция, генетика и семеноводство табака и махорки 143. — Костов Д. (1935). Полиплоидные гибриды *Nicotiana rustica* var. *texana* L. × *N. glauca* Grah. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., II, 9. — Лунева М. З. (1963). Гибридизация древовидного табака с махоркой и фертильность гибридов первого поколения. В сб.: Гибриды отдаленных скрещиваний и полиплоиды. — Лунева М. З. (1964). Гибриды душистого табака с древовидным. Бюлл. ГБС, 53. — Лунева М. З. (1965). Гибридизация древовидного табака и махорки. В сб.: Симпозиум по отдаленной гибридизации растений, 10—12 ноября 1964 г., София. — Лунева М. З. (1970а). Формообразование у гибридов махорки с древовидным табаком. В сб.: Отдаленная гибридизация растений и животных. — Лунева М. З. (1970б). Гибридизация некоторых травянистых видов *Nicotiana* с древовидным табаком *N. glauca*. В сб.: Отдаленная гибридизация и полиплоиды. — Лунева М. З., Р. Г. Бутенко, В. А. Поддубная - Арнольди. (1970). Применение культуры тканей для получения полиплоидных растений в роде *Nicotiana*. Тез. докл. III Всес. совещ. по полиплоидии. Минск. — Лунева М. З., Р. Г. Бутенко и В. А. Поддубная - Арнольди. (1972). Культура тканей — этап в гибридизации травянистых и древесных форм *Nicotiana*. Цитология и генетика, VI, 4. — Лунева М. З., В. А. Поддубная - Арнольди и Н. Н. Бхандари. (1972). Морфологическое, цитологическое и гистохимическое исследование *Nicotiana alata*, *N. glauca* и их гибрида. Генетика, VIII, 10. — Псарева Е. Н. (1963). О роде Никотиана. В сб.: Научно-исследовательские работы, 153. Краснодар. — Терновский М. Ф. (1935). Межвидовая гибридизация у *Nicotiana* — получение полиплоидных и гаплоидных растений. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., сер. II, 9. — Терновский М. Ф. (1962). Новый исходный материал для селекции табака на иммунитет к болезням. Табак, 3. — Цицин Н. В. (1960). Значение отдаленной гибридизации в эволюции и создание новых видов и форм растений и животных. В сб.: Отдаленная гибридизация растений. — Цицин Н. В. (1966а). Видо- и формообразование при отдаленной гибридизации. Генетика, II, 9. — Цицин Н. В. (1966б). Вопросы отдаленной гибридизации растений. Генетика, II, 10. — Цицин Н. В. (1970). Отдаленная гибридизация как фактор эволюции и важнейший метод создания новых видов, форм и сортов растений и пород животных. В сб.: Отдаленная гибридизация растений. — Goudsreed T. H. (1954). The genus *Nicotiana*. — Kostoff D. (1941—1943). Cytogenetics of the genus *Nicotiana*. — Nitch J. (1969). Experimental androgenesis in *Nicotiana*. Phytomorphology, 19, 4.

Главный ботанический сад
Академии наук СССР,
Москва.

Получено 4 IV 1973.

УДК 581.9 (23.07)(571.56)

Н. С. Водопьянова и Р. Е. Крогулевич

ГОЛЬЦОВАЯ ФЛОРА ОКРЕСТНОСТЕЙ ОЗЕРА БОГАТЫРЬ (ПЛАТО ПУТОРАНА, ЗАЕНИСЕЙСКИЙ СЕВЕР)

N. S. VODOPYANOVA AND R. E. KROGULEVICH.
THE ALPINE FLORA IN THE ENVIRONS OF THE BOGATYR LAKE
(THE PUTORANA PLATEAU, THE NORTHERN PART
OF THE TRANS-ENISSEY RIVER REGION)

В статье приводятся результаты исследований гольцовой флоры на площади 70 км². Дается список сосудистых растений (160 видов). Характеризуются особенности состава флоры в связи с формированием в суровых условиях субарктических гольцов — ее бедность, высокий процент малоактивных видов, значительное сходство с флорой Арктики; отмечается реликтовый характер распространения некоторых видов. Для 110 видов указаны числа хромосом. Установлено, что полиплоидные виды не только преобладают (58%), но и играют большую роль в сложении растительного покрова.

Путорана долго оставалась «белым пятном» на фоне общей слабой изученности Сибири и лишь в последнее время появился ряд статей, касаю-

щихся растительного покрова этого плато (Москаленко, 1965, 1970; МIRONENKO, 1967, 1968; ЛОВЕЛИУС, 1970; ВОДОПЬЯНОВА и др., 1971; КУВАЕВ, 1971, 1972; КУВАЕВ и др., 1971; МИРОНЕНКО и др., 1971; ЮРЦЕВ и др., 1971). Систематическое исследование флоры данной территории провели в 1969—1972 гг. ботаники Сибирского института физиологии и биохимии растений СО АН СССР при участии А. И. Толмачева (в первые два сезона). Их работа заключалась в тщательном изучении флоры отдельных эталонных участков плато (конкретных флор в смысле Толмачева, 1932, 1941, 1970). Окрестности оз. Богатырь — один из таких участков, исследованных нами в 1970 г.

Оз. Богатырь расположено на северо-западной окраине Путоранского плато. По своему положению над уровнем моря (994 м) в условиях субарктического климата оно может считаться типично гольцовым. В озеро впадает множество ручьев, берущих начало на вершинах и склонах гор; из него вытекает одна небольшая р. Богатырь — приток Богатырь-Хуолу, принадлежащая к системе р. Хеты. Направление течения рек северо-восточное и северное.

Горы в окрестностях озера расчленены густой сетью распадков. В отличие от других частей Путораны, лежащих восточнее и западнее, относительная высота территории редко превышает 500 м. Местность представляет собой сочетание далеко отстоящих друг от друга столовых гор и сильно разработанных широких распадков. Склоны гор террасированные, скалистые, с большим количеством крупноглыбистых россыпей и обширными полями щебня. Максимальная абсолютная высота местности 1612 м.

Для окрестностей Богатыря характерно широкое распространение снежников; кое-где встречаются наледи. На северо-западной окраине озера, в верховьях распадка, Н. И. Михайлов (1959 г.) обнаружил небольшой ледник. Особенно большие массы снега скапливаются на северных и восточных склонах, а также в основании предвершинных уступов гор. Образованию снежников способствуют обильные осадки в виде снега, постоянные сильные ветры и общая суровая климатическая обстановка местности.

Горный рельеф и жесткие климатические условия определили характер растительности. В окрестностях Богатыря выделяется два высотных пояса: гольцовый пояс и пояс каменных пустынь. Лесной и подгольцовый пояса не выражены. В распределении растительности наблюдается большая зависимость от экспозиции склона (тепловой фактор, экспонированность ветрам), а также от наличия и мощности слоя мелкозема. Более сомкнутый растительный покров приурочен к днищу озерной котловины, к южным склонам (до высоты 1400—1450 м над ур. м.), приречным и приозерным частям северных и восточных склонов гор. Южные склоны задернованы, северные заняты растительностью не более чем на 30%. Для всей приозерной части территории характерно обилие влажных субстратов (от умеренно влажных до насыщенных). Показателем этого служит широкое распространение моховых тундр — мохово-осоковой (*Carex stans*), пятнистой мохово-осоковой (*Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*), мохово-ивняково (*Salix polaris*-осоковой, пятнистой мохово-дриадовой (*Dryas octopetala*). Значительные площади заняты каменистыми и щебнистыми тундрами. Лишайниковые тундры редки; в покрове их господствует *Cetraria hiascens*. К щебнисто-мелкоземистому субстрату защищенных от ветра склонов приурочены разнообразные по составу сообщества луговин с *Senecio resedifolius*, *Valeriana capitata*, *Salix polaris*, *Lloydia serotina*, *Carex misandra*. Растения на них распространены диффузно.

С высотой задернованность субстрата уменьшается. Соотношение площадей, занятых моховыми и щебнистыми тундрами, изменяется в сторону увеличения щебнистых. Растительность приобретает фрагментарный характер. На высоте свыше 1300 м уменьшается участие *Dryas* в сложении ценозов, она почти целиком замещается *Salix polaris*. На щебнистых основаниях предвершинных уступов (1450 м) еще можно встретить редкие экзоты *Deschampsia brevifolia*, *Novosieversia glacialis*, *Saxifraga caespit-*

tosa, *S. serpyllifolia*, *Luzula nivalis*, *Poa arctica* и некоторые другие виды растений. Но большая часть площади на этой высоте уже занята голым щебнем и обширными россыпями камней. Здесь начинается пояс каменных пустынь.

Ниже приводим список растений, выявленных в окрестностях озера на площади 70 км². Наряду с видовым названием даем сведения о характере местообитаний растения; в скобках для каждого вида приведены цифровые показатели встречаемости (по 10-балльной шкале) и обилия (по 5-балльной шкале Друде). Величина активности видов может быть выражена произведением баллов встречаемости на баллы обилия. Для 110 видов флоры мы указываем числа хромосом. У 46 из них определения хромосом производились нами на материале, собранном в пределах данной конкретной флоры (эти числа отмечены звездочкой); по остальным видам использовались литературные данные («Хромосомные числа цветковых растений», 1969). При этом не приняты в отдельный расчет виды, имеющие одновременно диплоидные и полиплоидные кариологические расы.

1. *Woodsia glabella* R. Br. Образует мелкие плотные дернинки в расщелинах между глыб, в щебнистой (с участием дриады) и в каменистой тундре (4; 2).

2. *Equisetum arvense* L. ssp. *boreale* (Bong.) Rupr. Растет в виде небольших зарослей на плотном галечнике около ручьев и на сухих щебнистых склонах под скалами (4; 3).

3. *E. variegatum* Schleich. Встречается на сырых песчано-галечниковых берегах ручьев, около глыб на щебнистых склонах (4; 2—3).

4. *Lycopodium selago* L. ssp. *arcticum* (Grossh.) Tolm. Растет в мохово-дриадовой тундре и у основания сухого щебнистого склона речной террасы (2; 2).

5. *Sparganium hyperboreum* Laest. Обитает в мелководных ручьях (6; 3; 2n=30*).

6. *Hierochloë alpina* (Liljebl.) Roem. et Schult. Встречается на плотных щебнистых участках склонов (8; 2; 2n=56*).

7. *H. pauciflora* R. Br. Растение пойменных мохово-осоковых тундр (2; 3; 2n=28*).

8. *Alopecurus alpinus* Sm. s. str. и *A. alpinus* Sm. ssp. *borealis* (Trin.) Jurtz. Образуют рыхлые заросли на сыром щебнистом берегу озера, в обводненной пойме р. Богатырь и на уступах приозерных и приречных террас (8; 2—3; 2n=ок. 110*).

9. *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb. Обитает в сырых мохово-осоковых тундрах и на сырых щебнистых берегах озера (8; 2—3; 2n=56*).

10. *Deschampsia borealis* (Trautv.) Roshev. Встречается в мохово-дриадовой тундре и на пятнах мокрого щебня в мохово-осоковой тундре (4; 2—3; 2n=28).

11. *D. brevifolia* R. Br. Массовое растение сырых щебнистых местообитаний склонов (преимущественно северных) и приозерных участков (10; 3—4; 2n=26).

12. *Trisetum subalpestre* (Hartm.) Neum. Встречается на слабо задернованных щебнистых склонах (6; 2—3; 2n=28*).

13. *Poa alpigena* (Fr.) Lindm. Разрозненные экземпляры встречаются на сырых приречных участках склонов, в щебнистой и мохово-дриадовой тундре (4; 2; 2n=28—127).

14. *P. alpina* L. Встречается в нижней задернованной части южного приозерного склона (2; 3; 2n=35*).

15. *P. arctica* R. Br. Широко распространен на вогнутых участках щебнистых склонов в мохово-дриадовой тундре, на полосах щебня в мохово-осоковой тундре (10; 2—3; 2n=56*).

16. *P. bryophila* Trin. Обнаружен в виде небольшой заросли на каменистом берегу реки (2; 3; 2n=42*).

17. *P. pseudoabbreviata* Roshev. Многочисленные разрозненные дернинки найдены на пятнах влажного щебня в каменистой тундре (2; 3).

18. *P. tolmatchewii* Roshev. Встречается на слабо задернованном щебнистом субстрате склонов, в сырой низине около ручья (6; 3).
19. *Festuca auriculata* Drob. Растение щебнистых участков гор (4; 2).
20. *F. brachyphylla* Schult. Растение слабо задернованных щебнистых склонов и щебнистых пятен в мохово-осоковой тундре (10; 2—3; $2n=28, 42$).
21. *F. vivipara* (L.) Smith. Встречается на щебнистых склонах и задернованных берегах озера (4; 2; $2n=21, 28, 42$).
22. *Koeleria asiatica* Domin. Растение щебнистых склонов и пятен щебня в мохово-осоковой тундре (4; 2; $2n=14^*$).
23. *Pleuropogon sabinii* R. Br. Характерное растение обводненных берегов ручьев, сырых пойменных мохово-осоковых тундр (8; 2—3; $2n=40, 42$).
24. *Phippisia concinna* (Th. Fries) Lindeb. Обитает исключительно на сыром суглинистом субстрате в каменистой тундре, на речных террасах, в основании песчано-галечниковых приозерных бугров (8; 2; $2n=28^*$).
- ✓ 25. *Eriophorum angustifolium* Honck. Встречается в наиболее низких местах озерной котловины, где входит в состав мохово-осоковой тундры (6; 2—3; $2n=58^*$).
26. *E. scheuchzeri* Норре. Встречается на сырых щебнистых берегах озера и в осоковой тундре (4; 2; $2n=58$).
- ✓ 27. *E. vaginatum* L. Участвует в формировании сырой мохово-осоково-пушицевой тундры (8; 3—4; $2n=58^*$).
28. *Kobresia bellardii* (All.) Degl. Растет в виде небольших плотных куртин в нижней трети южного склона (6; 2; $2n=52$).
- ✓ 29. *Carex ensifolia* (Turcz. ex Gorodk.) V. Krecz. ssp. *arctisibirica* Jurtz. Формирует широко распространенные на территории конкретной флоры мохово-осоковую и пятнистую мохово-осоковую тундры (10; 4; $2n=\text{ок. } 60^*$).
30. *C. fuscidula* V. Krecz. ex Egor. Обнаружена только в долине р. Богатырь-Хуолу, на сырой каменистой окраине мохово-осоковой тундры (2; 2).
31. *C. glacialis* Mackenz. Растение сухих щебнисто-каменистых субстратов (4; 2; $2n=34$).
32. *C. macrogyna* Turcz. ex Steud. Встречается на сухих щебнистых площадках среди камней и в щебнистой дриадово-осоковой тундре (4; 2; $2n=32$).
33. *C. melanocarpa* Cham. ex Trautv. Встречается на щебнистых, слабо задернованных склонах (8; 2; $2n=24$).
34. *C. misandra* R. Br. Широко распространена в мохово-осоковой и мохово-дриадовой тундре, на задернованных каменистых склонах и сухом галечнике в пойме реки (10; 3; $2n=40^*$).
35. *C. redowskiana* С. А. Меу. Отмечена в долине р. Богатырь-Хуолу (2; 2; $2n=\text{ок. } 50$).
36. *C. rupestris* Bell. ex All. Растет на пологих щебнистых склонах и слабо задернованных щебнистых вершинах террас (6; 2; $2n=50, 52$).
37. *C. saxatilis* L. В виде примеси встречается в сырой осоковой тундре с участием пушицы (6; 3; $2n=80^*$).
- ✓ 38. *C. stans* Drej. Встречается исключительно на днище озерной котловины, где формирует сырую осоковую и мохово-осоковую тундру; входит в состав мохово-осоково-пушицевой тундры (10; 3; $2n=76^*$).
- ✓ 39. *C. tripartita* All. Распространена на вогнутых участках склонов, замшелых берегах ручьев, по окраине моховых кочек в сырой мохово-осоковой тундре (6; 2—3; $2n=\text{ок. } 60^*$).
40. *C. vaginata* Tausch. Отмечена в мохово-осоковой тундре на восточной окраине озера (4; 2; $2n=32$).
41. *Juncus biglumis* L. Обитает преимущественно на пятнах сырого щебня в мохово-осоковой тундре (8; 2—3; $2n=100, 130$).
42. *J. triglumis* L. Занимает местообитания, аналогичные предыдущему виду (8; 2; $2n=50, 130$).
43. *Luzula confusa* Lindb. Рассеянно встречается на каменистых склонах и слабо задернованных щебнистых уступах террас (6; 2; $2n=36, 48$).

44. *L. multiflora* (Retz.) Lej. ssp. *sibirica* V. Krecz. Растение щебнистых местообитаний (2; 3; $2n=12, 18, 48$).
45. *L. nivalis* Laest. Встречается на щебнистом субстрате слабо задернованных склонов, в каменистой и пятнистой мохово-осоковой тундре (10; 2; $2n=24$).
46. *Tofieldia coccinea* Rich. Несколько небольших плотных кочек этого растения отмечено в сырой задернованной пойме ручья, впадающего в р. Богатырь-Хуолу (2; 2; $2n=30, 32$).
- ✓ 47. *Lloydia serotina* (L.) Reichb. Растет на щебнистом берегу озера, на задернованных участках каменистых склонов, в мохово-осоковой тундре (10; 2—3; $2n=24^*$).
48. *Salix recurvigemma* A. Skv. Отмечена на щебнистой вершине коренной террасы и в расщелине приручьевого каменистого уступа (2; 1).
49. *S. lanata* L. Небольшая заросль этой ивы найдена на восточном каменистом склоне, обращенном к долине р. Богатырь-Хуолу (2; 2; $2n=38$).
50. *S. fuscescens* Anderss. Встречается в сырой мохово-осоковой тундре на дне котловины и в нижних частях пологих склонов (6; 2; $2n=38$).
51. *S. glauca* L. Обособленная популяция отмечена вблизи ручья в пойменной мохово-осоковой тундре (2; 2; $2n=79, 152$).
52. *S. reptans* Rupr. Обычное растение в сырой мохово-осоковой тундре (10; 3; $2n=38$).
53. *S. polaris* Wahlenb. Формирует ивняковые и мохово-ивняковые тундры, часто поселяется на задернованных щебнистых склонах и полосах щебня в мохово-осоковой тундре (10; 3—4; $2n=76^*$).
54. *S. arctica* Pall. Отмечена на щебнистой вершине коренной террасы и приречном каменистом останце (2; 1).
55. *S. pulchra* Cham. Найдена в сырой мохово-пушицевой тундре и в нижней части слабо задернованного каменистого склона (2; 2).
56. *Betula nana* L. Встречается на защищенных от ветра склонах, а также по западинам в мохово-дриadowой и мохово-осоковой тундре (4; 2—3; $2n=28$).
57. *Oxyria digyna* (L.) Hill. Обитает на сырых щебнистых берегах ручьев и сырых осыпях (6; 2).
58. *Rumex acetosa* L. ssp. *pseudooxyria* Tolm. Рассеянно встречается на влажном щебнистом субстрате склонов, в мохово-осоковой и пятнистой мохово-дриadowой тундре (6; 2).
59. *R. arcticus* Trautv. Обитает на пятнах щебня в тундрах и по сырым щебнистым берегам ручьев (6; 3; $2n=150, 230$).
60. *R. graminifolius* Lamb. Встречается только на мокрых пятнах щебня в мохово-осоковой тундре (4; 2; $2n=50, 56$).
61. *Polygonum bistorta* L. Встречается на склонах мелкоземисто-галечниковой речной террасы, а также в щебнистой и пятнистой мохово-осоковой тундре (4; 2).
62. *P. viviparum* L. Довольно обычное растение задернованных склонов, дриadowой и мохово-осоковой тундры (8; 2—3; $2n=66, 132$).
63. *Claytonia joanneana* Roem. et Schult. Растет преимущественно в мохово-осоковой тундре (6; 2).
64. *Stellaria edwardsii* R. Br. В числе немногих видов достигает верхних пределов распространения цветковых растений; обитает на глинисто-мелкоземистых пятнах каменистой тундры и в основании приозерных щебнистых склонов (6; 2).
65. *S. fischeriana* Ser. Встречается на слабо задернованных щебнистых склонах гор (10; 3—4; $2n=72$).
66. *S. peduncularis* Bunge. Отмечена только в мохово-осоковой тундре приозерья (4; 2).
67. *Cerastium jenisejense* Hult. Растение слабо задернованных щебнистых склонов и пятен щебня в мохово-осоковой тундре (8; 2—3).
68. *C. regelii* Ostenf. По сравнению с предыдущим видом избирает более влажные обитания в тундрах и по берегам ручьев (6; 2—3; $2n=72$).

69. *Sagina saginoides* (L.) Karst. Рассеянно встречается на сырых щебнистых склонах и пятнах щебня в мохово-осоковой тундре (6; 2).

70. *Minuartia arctica* (Stev. ex Ser.) Aschers. et Graebn. Растение депрессированных местообитаний: слабо задернованных каменистых склонов, кочек и сухих полос щебня в мохово-дриадовой и сырой мохово-осоковой тундре (10; 3).

71. *M. biflora* (L.) Schinz et Thell. Отмечена в виде небольших куртин на задернованных участках нижней трети южного склона (2; 3; $2n=26$).

72. *M. macrocarpa* (Pursh) Ostenf. Растение щебнистых, слабо задернованных склонов и мохово-дриадовой тундры (8; 2—3; $2n=44, 66$).

73. *M. rubella* (Wahlenb.) Hiern. Отмечена на щебнистых склонах и в пятнистой мохово-осоковой тундре (4; 2; $2n=24, 26$).

74. *M. stricta* (Sw.) Hiern. Растение слабо задернованных склонов и пятнистой мохово-осоковой тундры (3; 2).

75. *M. verna* (L.) Hiern. Встречается на песчано-галечниковых склонах речной террасы и на пятнах щебня в мохово-дриадовой тундре (6; 2).

76. *Silene pauciflora* Ledeb. Растет на щебнистых вершинах речной террасы и на сухих бугристых участках коренных террас (6; 2—3; $2n=24$).

77. *Gastrolychnis affinis* (Vahl) Tolm. et Kozh. Встречается довольно часто на задернованных склонах, по галечниковым берегам озера и ручьев, на щебне в пятнистой мохово-осоковой и мохово-дриадовой тундре (8; 2).

78. *G. apetala* (L.) Tolm. et Kozh. Растет на щебне в пятнистой мохово-осоковой, мохово-дриадовой и дриадовой тундре, на озерном галечнике (8; 2; $2n=24$).

79. *Dianthus repens* Willd. Найдена на сухой щебнистой гриве в истоках р. Богатырь-Хуолу (2; 2; $2n=60$).

✓ 80. *Caltha arctica* R. Br. Обычное растение в сырой мохово-осоковой тундре (10; 2—3; $2n=56^*$).

81. *C. serotina* Tolm. Встречается около ручьев и в мелководных пойменных озерах (3; 2).

82. *Trollius asiaticus* L. Найдена среди крупных камней в нижней части южного склона (2; 2; $2n=16$).

83. *Ranunculus hyperboreus* Roth. Отмечен в мелководных ручьях и в обводненной пойме р. Богатырь (6, 2, $2n=32, 64$).

✓ 84. *R. sulphureus* Soland. Растение сырых щебнистых склонов и берегов ручьев (10; 2—3; $2n=\text{ок. } 96^*$).

85. *Thalictrum alpinum* L. Выступает в качестве задернителя щебнисто-мелкоземистых участков склонов (6; 2; $2n=14, 16$).

86. *Paraver radiculatum* Roth. Встречается повсеместно: на сухом щебнистом субстрате склонов и вершин речных и коренных террас, поднимается до верхних пределов распространения цветковых растений (10; 3).

87. *Eutrema edwardsii* R. Br. Растет в сырой мохово-осоковой тундре и на влажном мелкоземе вблизи крупных приозерных камней (6; 2).

✓ 88. *Smelovskia asplenifolia* Turcz. Отмечена только на сухих галечниковых склонах речной террасы (6; 2; $2n=12^*$).

✓ 89. *Erysimum pallasii* (Pursh) Fern. Встречается только на вершине сухой галечниковой террасы (4; 2—3; $2n=24^*$).

✓ 90. *Cardamine bellidifolia* L. Широко распространенное растение слабо задернованных щебнистых и каменистых склонов (10; 2—3; $2n=16^*$).

91. *C. pratensis* L. Найден на илистом берегу старицы в пойме р. Богатырь-Хуолу, в стадии вегетации (2; 1).

92. *Parrya nudicaulis* (L.) Regel. Характерное растение мохово-осоковой тундры и слабо задернованных луговых склонов (10; 2; $2n=28^*$).

93. *Arabis media* N. Busch. Встречается рассеянно и в небольшом количестве на галечниковой террасе р. Богатырь (6; 2).

94. *Draba gladitzensis* Wulf. Встречается на влажном субстрате в основании каменистых склонов, в расщелинах скал, на влажном озерном галечнике и мокром щебне в пятнистой мохово-осоковой тундре (8; 2—3).

95. *D. hirta* L. Отмечена на мелкоземистом субстрате среди крупных приозерных камней (2; 2).

96. *D. micropetala* Hook. Встречается на щебнистом субстрате склонов, на пятнах сырого щебня в мохово-осоковой тундре, по берегам озера (6; 2—3).

97. *D. ochroleuca* Bunge. Растет среди береговых камней по ручьям и в расщелинах скал (4; 2—3).

98. *D. pilosa* DC. Отмечена на замшелых участках среди приручьевых камней, на щебнистом берегу озера и влажном щебнистом подножье склонов (6; 2).

99. *D. sambukii* Tolm. Отмечена на мокром щебнистом берегу ручья (2; 2).

100. *D. subcapitata* Simm. Встречается на щебнистом субстрате склонов и в пятнистой мохово-дриадовой тундре (6; 2).

101. *Rhodiola rosea* L. Растет среди камней на склонах (6; 2; $2n=22$).

102. *Saxifraga bronchialis* L. ssp. *spinulosa* (Adams) Hult. Растение щебнистых и каменистых склонов (8; 2).

103. *S. caespitosa* L. Одиночные плотные дернинки встречаются повсюду: около камней на берегу озера, у основания камней и скал на склонах (10; 2; $2n=52$, 80).

104. *S. cernua* L. Растет на сыром щебне по ручьям, в основании скал и крупных камней, на полосах щебня в мохово-осоковой тундре (8; 2—3; $2n=36$, 72).

105. *S. flagellaris* Willd. Встречается в виде разрозненных экземпляров на выпуклых щебнистых частях склонов (4; 2).

✓ 106. *S. foliolosa* R. Br. Обычное растение мокрых пятен щебня в тундрах и сырых щебнистых склонов и берегов ручьев (10; 2—3; $2n=56^*$).

107. *S. hieracifolia* Waldst. et Kit. Одиночные экземпляры этой камнеломки отмечены в моховых тундрах, а также на слабо задернованных каменистых и сырых щебнистых склонах (8; 2; $2n=120^*$).

108. *S. hirculus* L. Массовое растение мохово-осоковой тундры, луговых задернованных склонов, щебнистых берегов ручьев (10; 3—4; $2n=32^*$).

✓ 109. *S. nivalis* L. Встречается в виде разрозненных экземпляров в расщелинах скал, среди влажных приречных камней на песчано-галечниковых буграх (8; 2; $2n=60^*$).

110. *S. nelsoniana* D. Don. Обычное растение мокрых щебнистых берегов ручьев, вогнутых склонов, подножий склонов и скал, щебнистых полос в мохово-осоковой тундре (10; 2—3; $2n=\text{ок. } 60^*$).

111. *S. rivularis* L. Встречается на влажном мелкоземистом субстрате среди камней, на замшелой поверхности некоторых крупных камней, на влажном мшистом щебне около ручьев (6; 2).

112. *S. serpyllifolia* Pursh. Отмечена в виде рыхлых латок на щебнистых участках склонов (8; 2—3; $2n=16$).

113. *S. tenuis* (Wahl.) H. Sm. Растет на полосах щебня в мохово-осоковой тундре, на вогнутых, слабо задернованных щебнистых склонах и щебнистых берегах ручьев (8; 2—3; $2n=20^*$).

114. *Chrysosplenium alternifolium* L. Немногочисленные латки и разрозненные экземпляры отмечены на замшелых лужайках около ручьев, у оснований кочек в сырой мохово-осоковой тундре (6; 2).

115. *Potentilla emarginata* Pursh. Растет на щебнистом субстрате в тундрах, а также на слабо задернованных каменистых склонах (6; 2).

✓ 116. *P. gelida* C. A. Mey. Обитает на задернованных луговых участках южного склона (4; 2; $2n=28^*$).

✓ 117. *P. kuznetzovii* (Govor.) Juz. Растение щебнистых склонов (4; 2—3; $2n=28^*$).

118. *P. nivea* L. Отмечена на слабо задернованном каменистом склоне коренной террасы и на галечниковой террасе р. Богатырь (4; 2; $2n=28$, 56, 70).

119. *P. stipularis* L. Растение щебнистых склонов (10; 2; $2n=28$).

120. *P. uniflora* Ledeb. Встречается на плотном щебне бугристых частей склонов и на вершинах террас (6; 2).

121. *Novosieversia glacialis* (Adams) F. Bolle. Встречается на щебнистых, слабо задернованных склонах и вершинах террас (10; 3—4; $2n=28^*$).
122. *Dryas octopetala* L. Массовое растение, формирующее мохово-дриадовую и щебнистую дриадовую тундру. Встречается также на плотном щебне среди приречных скал, на галечниковой террасе р. Богатырь (10; 3—4; $2n=18$).
123. *D. punctata* Juz. Отмечена в виде небольших куртин на задернованных склонах и в тундрах (6; 2; $2n=18^*$).
124. *Astragalus subpolaris* Boriss. et Schischk. Известно местонахождение в пятнистой тундре на вершине террасы р. Богатырь (2; 1; $2n=16, 32$).
125. *Oxytropis nigrescens* (Pall.) Fisch. Встречается в мохово-дриадовой и дриадовой тундре, на сухих пятнах щебня в мохово-осоковой тундре, на слабо задернованных щебнистых склонах (10; 2—3).
126. *Hedysarum arcticum* B. Fedtsch. Отмечен на задернованных участках южного склона (4; 2—3; $2n=14$).
127. *Empetrum nigrum* L. Единственная куртина шикши найдена на плотном щебне сухой гривы в истоках р. Богатырь-Хуолу (2; 1; $2n=26$).
128. *Epilobium arcticum* Sam. Характерное растение сырых щебнистых пятен в тундрах (8; 2).
129. *Chamaenerium latifolium* (L.) Th. Fr. et Lange. Небольшие заросли отмечены на сухих щебнистых склонах вблизи рек и ручьев (6; 3; $2n=72$).
130. *Pachypleurum alpinum* Ledeb. Растет на задернованных каменистых склонах, на мелководье около крупных камней у озера, в дриадовой тундре (8; 2—3; $2n=54$).
131. *Pyrola grandiflora* Radius. Растет совместно с *Salix lanata* на восточном склоне, обращенном в долину р. Богатырь-Хуолу (2; 2).
132. *Ledum decumbens* Ait. ex Small. Отмечен на каменистом склоне в нижней трети южного склона (6; 2).
133. *Cassiope tetragona* (L.) D. Don. Встречается в виде небольших разрозненных куртин на каменистых участках нижней трети южного склона и на щебне в мохово-осоковой тундре (10; 2—3; $2n=26$).
134. *Vaccinium uliginosum* L. var. *microphyllum* Lange. Небольшие приземистые кустики голубики отмечены на пологих щебнистых склонах вблизи озера, на галечниковых обрывах речной террасы (6; 2).
135. *V. vitis-idaea* L. var. *minus* Lodd. Обнаружена на восточном склоне сухой приозерной гривы и около крупного камня на южном задернованном склоне (4; 3; $2n=24$).
136. *Androsace bungeana* Schischk. et Bobr. Встречается на щебнистых, слабо задернованных участках склонов (6; 2; $2n=20$).
137. *A. lactiflora* Pall. Найден около крупных камней на щебнистых участках нижней трети южного склона (2; 2; $2n=20$).
138. *A. triflora* Adams. Обнаружен на восточных и северо-восточных склонах приречных песчано-галечниковых бугров (6; 2—3).
139. *Polemonium boreale* Adams. Встречается на лужайках и слабо задернованных щебнистых склонах (8; 2; $2n=18$).
140. *Myosotis asiatica* (Vest) Schischk. et Serg. Растет на луговых склонах, в щебнистой мохово-дриадовой и мохово-осоковой тундре (6; 2; $2n=24$).
141. *Eritrichium* aff. *aretioides* (Cham.) DC. Встречается на сырых приречных склонах (6, 2).
142. *E. villosum* (Ledeb.) Bunge. Отмечен на сухих щебнистых склонах (6; 2).
143. *Thymus serpyllum* L. s. l. Найден на сухом щебне приречной части южного склона (2; 2; $2n=20, 24$).
144. *Lagotis minor* (Willd.) Standl. Растет около ручьев, в сырых тундрах на луговых южных склонах (10; 2—3; $2n=44^*$).
145. *Pedicularis adamsii* Hult. Отмечен на плотном щебне речных террас и на слабо задернованных коренных склонах (6; 1—2; $2n=16$).
146. *P. amoena* Adams. Растение слабо задернованных каменистых склонов (4; 2; $2n=16$).

147. *P. hirsuta* L. Встречается в мохово-осоковой тундре и на слабо задернованных каменистых склонах (6; 2; $2n=16$).

148. *P. sudetica* Willd. Характерное растение сырых мохово-осоковых тундр; растет также на слабо задернованных каменистых склонах (10; 2—3; $2n=16^*$).

149. *Valeriana capitata* Pall. Разрозненные экземпляры этого вида встречаются на луговых склонах, в дриадовой и мохово-дриадовой тундре (10; 2; $2n=56^*$).

150. *Erigeron eriocephalus* J. Vahl. Отмечен на восточном задернованном склоне, обращенном в долину р. Богатырь-Хуолу (2; 2; $2n=18$).

151. *Antennaria villifera* Boriss. Собрана на задернованном участке в нижней части южного склона (2; 2).

✓ 152. *Nardosmia glacialis* Ledeb. Растение сырых тундр и сырых щебнистых берегов ручьев (8; 2—3; $2n=$ ок. 120*).

✓ 153. *N. gmelinii* (Turcz.) DC. Растет по окраинам кочек и на сырых пятнах щебня в моховых тундрах (6, 2; $2n=60^*$).

✓ 154. *Arnica iljinii* (Maquire) Iljin. Обнаружена на уступах скал в нижней приречной части южного склона (2; 2; $2n=56^*$).

✓ 155. *Senecio atripurpureus* (Ledeb.) B. Fedtsch. Характерное растение сырых мохово-осоковых тундр (10; 2—3; $2n=48^*$).

156. *S. resedifolius* Less. Встречается на луговых и слабо задернованных щебнистых склонах (8; 2; $2n=46$).

✓ 157. *Saussurea tilesii* Ledeb. Широко распространена по всей территории конкретной флоры. Встречается исключительно на слабо задернованных каменистых склонах (10; 2; $2n=52^*$).

158. *Taraxacum arcticum* (Trautv.) Dahlst. Растет на луговых приречных и приречных склонах и нивальных лужайках (8; 2; $2n=40$).

✓ 159. *T. glabrum* DC. Встречается на щебнистых приречных склонах и влажных мелкоземистых берегах ручьев (8; 2—3; $2n=32^*$).

160. *Crepis chrysantha* (Ledeb.) Turcz. Растет на щебнистых, слабо задернованных склонах (6; 2—3; $2n=8^*$).

Конкретная флора окрестностей оз. Богатырь включает, таким образом, 160 видов сосудистых растений. Видовое разнообразие ее невелико по сравнению с другими конкретными флорами Путораны, насчитывающими от 250 до 350 видов. Сравнительная бедность объясняется рядом причин и прежде всего тем, что она целиком расположена в пределах верхних поясов гор — гольцового и пояса каменных пустынь.

Причина обедненности может заключаться также в отсутствии непосредственного контакта между данной гольцовой флорой и флорами подгольцового и лесного поясов. Их разделяют значительные (протяженностью до 30 км) пространства горной тундры. В результате многие виды, по своей экологии тяготеющие к лесному и подгольцовому поясам и лишь изредка заходящие в гольцовый пояс, отсутствуют во флоре Богатыря или представлены в минимальном количестве. Очень редки и мало обильны *Poa alpina*, *P. bryophila*, *Carex redowskiana*, *Luzula multiflora*, *Salix glauca*, *S. lanata*, *S. pulchra*, *Betula nana*, *Dianthus repens*, *Minuartia stricta*, *Trollius asiaticus*, *Cardamine pratensis*, *Astragalus subpolaris*, *Empetrum nigrum*, *Pyrola grandiflora*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Androsace lactiflora*, *Thymus serpyllum*, *Erigeron eriocephalus*, *Arnica iljinii*. Экологический оптимум данных видов лежит ниже гольцового пояса. На территорию конкретной флоры они проникли с северо-востока по долине р. Богатырь-Хуолу и, по-видимому, сравнительно недавно. Многие виды встречаются в настоящее время исключительно в долинах рек Богатырь и Богатырь-Хуолу или недалеко от их пределами (днище и подножье южного склона озерной котловины).

Суровые климатические условия гольцов, занимающих более северное положение по отношению к другим изученным на Путоране конкретным флорам, служат препятствием для массового распространения даже таких, казалось бы, типично высокогорных видов, как *Tofieldia coccinea*, *Antennaria villifera*, *Carex fuscidula*. Их находжения единичны и связаны

исключительно с долиной р. Богатырь-Хуолу и нижними приозерными частями склонов.

Под воздействием крайних условий существования на территории конкретной флоры сформировался своеобразный комплекс облигатных гольцовых видов. О степени приспособленности и соответствия видов местным экологическим условиям можно судить по их активности. Преобладающая часть видов (50%) может быть отнесена в группу довольно активных (активность от 11 до 20). Значительная доля (33.5%) приходится на малоактивные виды (активность от 1 до 10). Активные (активность от 21 до 30) виды составляют 12.5%. Максимально активные виды или ландшафтообразователи (активность свыше 30) единичны. К ним относятся *Deschampsia brevifolia*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Salix polaris*, *Saxifraga hirculus*, *Dryas octopetala*, *Novosieversia glacialis*.

Применение кариологического метода позволило установить определенную зависимость между полиплоидностью и активностью видов. При решении вопроса о роли полиплоидии в той или иной флоре обычно вычисляется процент полиплоидных видов, но не учитывается их роль в сложении растительного покрова. Очень часто некоторые виды оказываются представленными отдельными особями, тогда как другие виды занимают обширные пространства. Поэтому было интересно выявить зависимость активности видов от полиплоидии.

Флора окрестностей озера Богатырь оказалась наиболее подходящей для выполнения подобных исследований. Как уже отмечалось, она не имеет непосредственных контактов с лесной флорой, что уменьшает вероятность случайного заноса в высокогорья нехарактерных видов.

Полиплоидные виды составили во флоре 58%, диплоидные — 42%. Выше оказалась и средняя активность полиплоидов. Она равна 17, тогда как у диплоидов только 13.8. Отмечается также постепенное увеличение состава полиплоидов среди видов с повышенной активностью (см. таблицу). При этом оба наиболее активных диплоидных вида *Dryas octopetala* и *Novosieversia glacialis* принадлежат к родам, для которых полиплоидия не характерна.

Распределение видов по группам активности

Величина активности	Диплоиды		Полиплоиды		Всего	
	число видов	%	число видов	%	число видов	%
1—10	16	46	19	54	35	100
11—20	22	42	30	58	52	100
21—30	6	35	11	65	17	100
31—40	2	33	4	67	6	100

Можно заключить, что во флоре окрестностей оз. Богатырь имеет место не только большой процент полиплоидных видов, но вместе с тем полиплоидные виды по своей активности играют высокую роль в сложении растительного покрова.

Своеобразие гольцовой флоры Богатыря состоит в ее большом сходстве с флорой Арктики. Их сближает прежде всего значительный удельный вес представителей сем. *Cruciferae* и *Caryophyllaceae*. Гольцовая флора Богатыря, подобно арктической, сформировалась главным образом за счет широтных миграций (вдоль параллелей). В ее составе преобладают виды циркумполярного распространения (53%). Участие азиатских (преимущественно сибирских) видов меньшее — 23%. Небольшие, почти равные доли (13 и 11%), приходятся на евразийские (собственно евразийские и сибирские) и азиатско-американские (преимущественно сибирско-американские) виды.

Близость изучаемой флоры к арктической флоре подтверждается ее эколого-географическим составом. Основное ядро конкретной флоры

образуют аркто-альпийцы, но при значительном участии (28%) видов арктического происхождения. Примесь гипоарктических и бореальных видов невелика.

О повышенном влиянии арктической флоры на субарктические высокогорья Средней Сибири, в частности Путораны, уже сообщалось в литературе (Юрцев и др., 1974). Оно объясняется, по-видимому, одинаково суровыми условиями Арктики и континентальных гольцовых районов как в прошлом (в период интенсивного развития оледенения и трансгрессии моря), так и в настоящее время.

Большинство арктических видов широко распространено по территории Путоранского плато. Наряду с ними в составе конкретной флоры выделяется группа редких арктических видов, встречающихся лишь в немногих пунктах, преимущественно северной окраины плато. Так, *Draba subcapitata*, *Hierochloë pauciflora* отмечались только в окрестностях оз. Богатырь и Боковое; *Pleuropogon sabinii* найден, кроме окрестностей оз. Богатырь, в низовьях р. Себяки и в районе оз. Дюкун; *Paraver radicum* (aff. *P. radicum*) — в районе оз. Дюкун. Несколько чаще (до 5 местонахождений) отмечались *Alopecurus alpinus* и *Draba pilosa*. Для всех перечисленных видов известны пункты сборов в ближайших районах Арктики, в частности на Таймыре (Толмачев, 1932; Арктическая флора СССР, 1964; Тихомиров, 1966). Приуроченность к северной окраине плато и очаговый характер распространения являются, вероятно, показателями их недавнего проникновения из Арктики. С севера пришел на плоскогорье и аркто-альпийский вид *Poa pseudoabbreviata*, обнаруженный пока только на Богатыре.

По-видимому, обособленность местонахождений некоторых видов свидетельствует об их реликтовости. Своеобразный характер распространения имеет, например, *Androsace triflora*; на Путоране этот вид собран в двух пунктах, отстоящих один от другого на 250 км (оз. Богатырь и Сиркюарвит). Ближайшие северные точки сборов находятся на Таймыре. Западнее этот вид известен с Новой Земли, восточнее — с низовьев Лены и Новосибирских островов. Реликтовый характер распространения имеют и некоторые виды азиатского склада, такие как *Smelovskia asplenifolia* и *Draba ochroleuca*. На территорию Путораны они могли проникнуть с юга в период существования непосредственных путей общения между флорами северных и южных горных поднятий. Обмен видами был возможен скорее всего во время плейстоценового похолодания. Сейчас эти виды крайне редки и произрастают изолированно: *Smelovskia asplenifolia* в бассейне р. Имангда, на оз. Богатырь и Боковое, *Draba ochroleuca* на оз. Богатырь, Эндэ и Харпича. Современное их распространение связано с сухими, хорошо дренированными песчано-галечниковыми приречными буграми и террасами рек. Обилие подобных местообитаний в окрестностях оз. Боковое (в 100 км к северо-востоку от оз. Богатырь) обеспечило высокую активность там *Smelovskia asplenifolia* (30). Данные местонахождения видов можно рассматривать в качестве рефугиумов, сохранившихся после каких-то крупных физико-географических событий, которые имели место в прошлом в Арктике и на прилегающих территориях Субарктики. Предположительно, этими событиями могли быть трансгрессия северного моря и оледенение. Вопрос о возможности и степени развития покровного оледенения на севере Средне-Сибирского плоскогорья остается до сих пор не решенным.

Приведенные сведения о характере распространения видов на изученной территории и за ее пределами позволяют сказать, что процесс формирования гольцовой флоры еще не завершен. На северную окраину Путоранского плато, и в частности в окрестности оз. Богатырь, продолжают проникать арктические виды. По долине р. Богатырь-Хуолу продвигаются на территорию конкретной флоры виды лесного и подгольцового поясов. Одновременно совершаются и формообразовательные процессы как результат приспособления видов к суровым условиям субарктических гольцов.

ЛИТЕРАТУРА

Арктическая флора СССР. (1964), 2. — Водопьянова Н. С., А. А. Киселева, Л. И. Малышев и Ю. Н. Петроченко. (1971). Редкие растения с гор Путораны. I. Бот. ж., 56, 9. — Куваев В. Б. (1971). Лиственница на юге гор Путорана. Лесоведение, 5. — Куваев В. Б. (1972). Новинки для флоры юга гор Путорана. Бот. ж., 57, 7. — Куваев В. Б., Н. С. Водопьянова и С. Ю. Андрулайтис. (1971). К флоре бассейна оз. Някшингда (юг Путораны). Бот. ж., 56, 2. — Ловелиус О. Л. (1970). Флористические находки в горах Путорана (Восточная Сибирь). Новости систем. высш. раст., 1969. — Мироненко О. Н. (1967). Характеристика лесной растительности Севера Средне-Сибирского плоскогорья (басс. р. Котуй). Лесоведение, 5. — Мироненко О. Н. (1968). Горные тундры бассейна р. Котуй (Эвенкия). Бот. ж., 53, 8. — Мироненко О. Н., В. В. Петровский, Б. А. Юрцев. (1971). К познанию флоры центральной части плато Путораны (Средне-Сибирское плоскогорье). Бот. ж., 56, 7. — Михайлов Н. И. (1947). Геоморфологические наблюдения в западной части гор Путорана. В сб.: Вопросы географии, 3. — Москаленко Н. Г. (1965). Растительный покров окрестностей Норильска. Бот. ж., 50, 6. — Москаленко Н. Г. (1970). К флоре окрестностей Норильска (северо-запад Средне-Сибирского плато). Бот. ж., 55, 2. — Тихомиров Б. А. (1966). Флора района раскопок таймырского мамонта. В сб.: Растения Севера Сибири и Дальнего Востока. — Толмачев А. И. (1932—1935). Флора центральной части восточного Таймыра. Тр. Полярн. комисс. АН СССР, 8, 13, 25. — Толмачев А. И. (1941). О количественной характеристике флор и флористических областей. Тр. Сев. базы АН СССР, 8. — Толмачев А. И. (1970). Богатство флор как объект сравнительного изучения. Вестн. ЛГУ, 9. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). — Юрцев Б. А., О. Н. Мироненко, В. В. Петровский. (1971). О географических связях и происхождении флоры плато Путораны (Средне-Сибирское плоскогорье). Бот. ж., 56, 9.

Сибирский институт
физиологии и биохимии растений
Сибирского отделения
Академии наук СССР,
г. Иркутск.

Получено 6 V 1973,

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 005 : 582.26

А. И. Прошкина-Лавренко

О ТАКСОНОМИИ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ
(*BACILLARIOPHYTA*)A. I. PROSCHKINA-LAVRENKO. ON THE TAXONOMY
OF DIATOMS (*BACILLARIOPHYTA*)

В статье дан краткий исторический очерк классификаций диатомовых водорослей, кончая современной. Показано значение электронного микроскопа и сканирующего электронного микроскопа для познания ультраструктуры панцирей диатомей и, следовательно, для таксономии диатомей. Освещены работы в этой области, проведенные за рубежом. Изложение сопровождается двумя таблицами микрофотографий, выполненных в световом и электронных микроскопах.¹

Попытки классификации диатомей относятся к 30-м годам XIX в. Первые систематики — Агард, Эренберг и Кютцинг (Agardh, 1824, 1830—1832; Ehrenberg, 1830; Kützing, 1833) — положили в основу своих классификаций биологические признаки (протопласт, количество и форму хроматофоров, одиночное и колониальное существование, движение и пр.). Вскоре Кютцинг, заметив, что форма панциря и створки, их структура постоянны и неизменны у видов, в отличие от изменяющихся биологических признаков, принял первые признаки за основные, а вторые за второстепенные, чем улучшил свою последующую классификацию (Kützing, 1844, 1849).

Во второй половине XIX в. в связи с усовершенствованием оптики появилось много новых исследований, позволивших расширить классификационные системы и уточнить генетические взаимоотношения родов и видов. Некоторые систематики продолжали еще пользоваться в своих классификациях биологическими признаками диатомей, считая их существенными, но уделяли также внимание панцирю, створке и их структуре (Smith W., 1853—1856; Pfitzer, 1871; Petit, 1877). Однако большинство систематиков уже пользовалось для построения своих классификационных систем признаками панциря, створки и структуры их (Rabenhorst, 1853, 1864; Grunow, 1860, 1862; Smith H. L., 1872; Schütt, 1896). Световой микроскоп к концу XIX в. уже обладал высокой разрешающей способностью, позволявшей видеть характер структуры и считать количество структурных элементов в условно принятой единице меры (10 мкм), которые являются постоянными для вида. Наиболее полные и прекрасно иллюстрированные систематические сводки конца XIX и начала XX в. (Van Neurck, 1880—1885; Peragallo, 1896—1908) и классификационная система

¹ Настоящая статья написана с целью ознакомления советских альгологов с новейшими исследованиями диатомей с помощью электронных микроскопов. Литература по этим исследованиям за рубежом очень обширна, но у нас большая часть ее трудно доступна. В Советском Союзе подобных исследований не проводилось.

Шютта (Schütt, 1896) базировались в основном на классификациях Грунова и Х. Смиса (Grunow, 1860, 1862; Smith H. L., 1872).

Система Шютта, построенная на признаках формы панциря, створки и структуры их, позволила ему включить в систему диатомовых водорослей все известные в то время не только современные, но и ископаемые водоросли. Это было большим преимуществом системы Шютта. Он рассматривает диатомей как самостоятельный отдел водорослей *Bacillariaceae*, который делится на две группы, *Centricae* и *Pennatae*, каждая из них в свою очередь делится на четыре подгруппы. В семь подгрупп вошли все современные роды диатомей, а в восьмую — все ископаемые роды. В текущем столетии Оstrup (Østrup, 1910) целиком принял систему Шютта и только упорядочил высшие (надродовые) ранги таксонов в группе *Pennatae*. Позже Карстен (Karsten, 1928) также следовал Шютту, приняв поправку Оstrup и изменив окончания наименований таксонов надродовых рангов согласно современной ему номенклатуре, и прибавил 16 ископаемых родов диатомей, неизвестных во времена Шютта.

Современная система диатомовых водорослей Хустедта, принятая им в его монографиях (Hustedt, 1927—1966, 1930), посвященных диатомеям Западной Европы и окружающих ее морей, также базируется в основном на классификации Шютта с поправками Оstrup и использованием современных правил таксономии и номенклатуры. Ископаемые диатомей Хустедт не включил в свою монографию. Хустедт также считает, что диатомей представляют самостоятельный отдел водорослей — *Bacillariophyta*, имеющий один класс *Diatomeae*, состоящий из двух порядков — *Centrales* и *Pennales* и семи подпорядков. Таксоны более низких рангов разработаны Хустедтом. Его монография «Die Kieselalgen» (1927—1966) является ценнейшим таксономическим справочником, в котором приведены диагнозы всех таксонов диатомей и особенно исчерпывающие сведения даны о видах и внутривидовых таксонах. Для каждого вида (разновидности и формы) приведен подробный диагноз, указаны все синонимы со ссылкой на литературные источники, перечислены труды, в которых имеется описание и изображение данного вида, указаны коллекции и номер, под которым хранится вид, приведена экология, указано распространение вида и дано таксономическое примечание к нему. Виды и разновидности иллюстрированы несколькими рисунками, а в последней части — преимущественно микрофотографиями. Эта монография является общепринятым руководством по таксономии диатомовых водорослей, она выходила в свет в течение 40 лет и осталась незаконченной (в связи со смертью автора).

Со времени начала публикации этого издания наши знания о диатомовых водорослях необычайно расширились. Текущие исследования открыли много новых фактов, которые «опередили» еще не законченную таксономическую систему Хустедта. Одновременно с публикацией первых выпусков монографии Хустедта было высказано сомнение (Schmidt, 1927) в рациональности деления *Bacillariophyta* на два резко различных порядка — *Centrales* и *Pennales*, в связи с тем что исследованиями уже установлена общность происхождения и диплоидность всех диатомей; существовавшее убеждение в диплоидности *Pennales* и гаплоидности *Centrales* оказалось ошибочным. Дальнейшие исследования подтвердили тождество организации всех диатомей, у них у всех одинаковое строение протопласта, набор пигментов, продуктов ассимиляции, однообразно протекают образование аукоспор, размножение и общий цикл развития. Это доказывает монолитность отдела *Bacillariophyta*, не допускающую деление его на два резко разграниченных порядка. Изучение неизвестных ранее диатомей и в особенности ископаемых, также подтвердило, что панцири и структура их далеко не всегда позволяют безошибочно включить их в порядок *Centrales* или *Pennales*.

Это было принято во внимание некоторыми исследователями. Хенди (Hendey, 1937, 1964), а позже Патрик и Реймер (Patrick, Reimer, 1966) пришли к такому же заключению и отказались от деления диатомей на два порядка. Советские исследователи, составлявшие систематическую

сводку современных и ископаемых диатомей («Диатомовый анализ», 1949—1950), не могли включить многие ископаемые диатомовые водоросли в существующие порядки *Centrales* и *Pennales* и принуждены были ввести третий промежуточный между ними порядок *Mediales* для того, чтобы включить их в систему Хустедта, принятую в этом издании.

Таково было состояние таксономии диатомовых водорослей, разрабатывавшейся на основании исследований их с помощью светового микроскопа.

С созданием электронного микроскопа и введением его в практику исследования ультраструктуры панциря и створок диатомей при больших увеличениях (от 4000 до 60 000) были обнаружены такие детали структуры, о которых исследователи до того времени и не подозревали. Это вызвало большой интерес исследователей и дало толчок к интенсивному изучению панцирей и преимущественно створок современных и ископаемых диатомей. Первыми появились работы Кольбе (Kolbe u. Götz, 1943; Kolbe, 1948—1951), за ним последовали работы многих других авторов. К 1957 году была уже исследована ультраструктура более чем 300 видов, относящихся к 85 родам; некоторые виды были исследованы неоднократно. Появились сводки этих работ с указанием исследованных видов (Desikachary, 1957; Okuno a. Kurosawa, 1957; Hendeu, 1959), был издан атлас микрофотографий ультраструктуры многочисленных видов диатомей (Helmcke u. Krieger, 1952—1970). Эти исследования продолжаются и в настоящее время.

Видимая в световой микроскоп структура представляется очень разнообразной, но электронный микроскоп показал, что структура состоит только из двух основных элементов — пор и ареол, при этом первые и вторые свойственны диатомеям, относимым и к *Centrales* и к *Pennales*, тогда как ранее считалось, что ареолы свойственны только видам *Centrales*. Было также выяснено, что кремневые стенки панциря и створок бывают однослойные и двухслойные, независимо от того, относится вид к порядку *Centrales* или *Pennales*. Ареолы образуются только в двухслойных (локулярных) стенках, а в однослойных (ламинарных) они отсутствуют, в них образуются только поры, в толстых стенках поры бывают удлинненными в виде трубок. Поры у диатомей бывают открытые в виде сквозного отверстия или полузамкнутые мембранами разного типа. Мембраны ареол также имеют поры; были предприняты попытки классификации пор (Desikachary, 1954, 1957; Okuno, 1954—1959; Hendeu, 1959).

Открытия, сделанные с применением электронной микроскопии, колебали основы до сих пор общепризнанной классификационной системы диатомей. Новые факты уже не позволяли обосновывать прежние филогенетические соображения, считавшиеся ранее незыблемыми. Исследователи отнеслись к этому различно. Большинство из них продолжало заниматься накоплением дальнейших данных по ультраструктуре диатомей, не ставя перед собой таксономических задач, они публиковали многочисленные как отдельные статьи, так и серийные работы (например, Okuno, 1944—1968, 1951—1954, 1954—1959; Desikachary, 1952—1954, и др.). Появились и противники использования ультраструктуры для таксономических целей. Авторитетнейший современный систематик диатомовых водорослей Хустедт вскоре после опубликования первой работы Кольбе (1943) напечатал статьи (Hustedt, 1945, 1952), в которых изложил свой отрицательный взгляд на использование ультраструктуры для таксономии. Этот вопрос дискутировался на VII Международном ботаническом конгрессе в 1950 г. (Kolbe, 1953; Hustedt, 1953), но и в дальнейшем эти разногласия продолжались (Kolbe, 1954, 1956; Hustedt, 1955). После смерти Кольбе (1960 г.) Хустедт опубликовал (Hustedt, 1966) статью с критикой работы Росса, применившего свои данные, полученные с помощью электронного микроскопа, для таксономии (Ross, 1963). Высказывания Хустедта не повлияли на широко развернутые работы по изучению ультраструктуры диатомей, но при этом сопоставлялись данные о структуре

того или иного вида, видимой в световой микроскоп, с ультраструктурой того же вида, наблюдаемой в электронном микроскопе.

Используя этот метод, интересные исследования провела Хасле. Она исследовала около 35 видов рода *Nitzschia* из секций *Nitzschiella*, *Lanceolatae*, *Pseudonitzschia* (Hasle, 1964, 1965a), сравнила данные, полученные с помощью светового и электронного микроскопов, привела обширные таксономические примечания к видам, иллюстрировала их микрофотографиями, сделанными в световом (увел. до 2000) и электронном (увел. до 10 000) микроскопах.¹ Одновременно Хасле (Hasle, 1965b) опубликовала работу, посвященную роду *Fragilariopsis*, написанную в том же плане, как и две предыдущие, но для некоторых ультраструктур использовала увеличение до 40 000. В результате этих исследований Хасле установила тождество некоторых видов, обнаружила ошибочные включения в ту или иную секцию, чем показала необходимость ревизии секций рода *Nitzschia*. Кроме указанных пеннатных видов, Хасле исследовала и центричные — *Cyclotella* (Hasle, 1962) и *Thalassiosira* (Hasle a. Heimdal, 1968). Сравнение структур видимых в СМ и ЭМ со всей очевидностью показало необходимость использования ЭМ при уточнении таксономического положения видов и разновидностей и для разграничения близких таксонов.

В конце 60-х годов для исследования ультраструктуры диатомей начали применять сканирующий электронный микроскоп кембриджской, японской и французской моделей (Thornton, 1965; Oatley, 1966; Cosslett, 1967; Кларк и др., 1969). Преимущества СЭМ по сравнению с ЭМ очень велики. Предварительная подготовка материала диатомей, требующая трудоемких чистых культур одного-двух видов (во избежание таксономических ошибок) отпадает. Препарат панцирей и створок готовится просто, он может быть сохранен для проверки и сравнения с другими видами (Sylvester-Bradley, 1969; Hasle, Fryxell, 1970; Jermy, Martin, 1970; Снигиревская, 1971; Wornardt, 1971). Очень большой диапазон увеличений (20—40 000 и 15—50 000) позволяет исследовать ультраструктуру избранной точки объекта при больших увеличениях, потом, не меняя фокуса, перейти на малое увеличение и связать данные большого увеличения с малым, что исключает возможность таксономической ошибки. Глубина поля (фокуса) СЭМ феноменальна, она в 300—500 раз выше, чем у СМ при одинаковых увеличениях, и это позволяет видеть все детали структуры в фокусе. Разрешающая способность СЭМ в 10 раз большая, чем СМ (Grewe, Wall, 1970), что позволяет изучать структуры, не различимые в СМ (структуру мембран ареол, пор и пр.). В связи с большой подвижностью предметного столика в трех взаимно перпендикулярных плоскостях объект может быть ориентирован различно по отношению к потоку электронов, его можно наблюдать и фотографировать во всех ракурсах без движений самого образца (Hay a. Standberg, 1967; Taylor, 1968). И, пожалуй, самой важной особенностью СЭМ является возможность получения объемного фотографического изображения образца.

Все упомянутые свойства СЭМ в соединении с легкостью всех операций делают его особенно ценным инструментом для исследования диатомей. СЭМ обеспечивает возможность более детально описывать и фотографировать ультраструктуру, позволяет легко и безошибочно отличать близкородственные виды, разновидности и формы, идентифицировать ошибочно выделенные таксоны, чего нельзя достичь с помощью СМ и ЭМ.

За последние три года уже появились ценные таксономические исследования, выполненные с помощью СЭМ. Хасле (Hasle, 1968a) установила присутствие шва у *Fragilariopsis kerguelensis* (O'Meara) Hust., исследованного уже раньше ею с помощью ЭМ (Hasle, 1965b), не давшего уверенности в наличии каналовидного шва. Этот тип шва и его положение на створке характерны для рода *Nitzschia*, что позволило автору (Hasle, 1972b) с полной уверенностью установить, что *Fragilariopsis* не представ-

¹ Наименование микроскопов ниже сокращено: СМ — световой микроскоп, ЭМ — электронный микроскоп, СЭМ — сканирующий электронный микроскоп.

ляет собой самостоятельного рода, его следует рассматривать как особую секцию *Fragilariopsis* рода *Nitzschia*. Тщательное исследование структуры в СМ и ультраструктуры в СЭМ многочисленных (около 30) видов рода *Thalassiosira* (Hasle, 1968б, 1972а, 1972б, 1972в; Hasle a. Heimdal, 1968, 1970; Fryxell a. Hasle, 1972) выявило много характерных признаков ультраструктуры (форма и строение ареол, разнообразные выросты, расположения их на створке и пр.), которые необходимо использовать для уточнения видовых и внутривидовых таксонов. Исследования этого рода продолжаются. Росс и Симс, пользуясь тем же методом, что и Хасле, при исследовании ископаемых и современных диатомей установили границы родов в сем. *Biddulphiaceae* (Ross a. Sims, 1971), а у видов рода *Aulacodiscus* обнаружили в структуре их характерные признаки, видимые только в СЭМ (Ross a. Sims, 1970).

Иначе излагают исследования ультраструктур ископаемых диатомей Миллер и Уорнардт (Miller, 1969; Wornardt, 1970а, 1970б, 1971). Они не приводят ни диагнозов видов, ни описаний их ультраструктур, а иллюстрируют их микрофотографиями с указанием размеров и количества элементов этих структур. Эти микрофотографии настолько превосходны, что вполне могут быть самостоятельными объектами исследования (табл. I, II см. вклейку).

Диатомологам, несомненно, предстоит произвести таксономическую ревизию диатомовых водорослей. Работа эта чрезвычайно трудоемкая и длительная. Вероятно, не одному поколению диатомологов придется поработать над нею. Ультраструктура показывает характер перфораций панциря, которая тесно связана с физиологией клетки и ее обменом с внешней средой; она-то и указывает на генетическое родство. Раскрытие тайны ультраструктуры — пока единственный метод для создания генетической таксономии диатомовых водорослей; СМ в этом бессилён, ЭМ слишком ненадежен, СЭМ вполне отвечает этому требованию.

ЛИТЕРАТУРА

- Диатомовый анализ. (1949—1950). 1—3. — Кларк Д., А. Солсбери, Г. Роулэнд. (1969). Сканирующий электронный микроскоп. Усп. физич. наук, 99, 4. — Снигиревская Н. С. (1971). Применение сканирующего электронного микроскопа в ботанике. Бот. ж., 56, 4. — Спивак Г. В., Г. В. Сапарин, М. В. Быков. (1969). Растровая электронная микроскопия. Усп. физич. наук, 99, 4. — Agardh C. A. (1824). Systema algarum. — Agardh C. A. (1830—1832). Conspectus criticus diatomacearum. Parts I—IV. — Alvin K. L. a. M. D. Muir. (1969). Scanning electron microscopy — a new method of studying lignite. Rev. Paleobot. Palinol., 9. — Cosslett V. E. (1967). The futur of the electron microscope. J. Royal Microscop. Soc., 87, 1. — Crewe A. V., Y. Wall. (1970). Contrast in a high resolution scanning transmission electron microscope. Optic, 30, 5. — Desikachary T. V. (1952—1954). Electron microscope study of the diatom wall structure. I—III. I (1952), II (1954). J. Sci. a. Industr. Research, 11B, 13B; III (1954). Amer. J. Bot., 41, 8. — Desikachary T. V. (1954). The structure of the areolae in diatoms. 8 Congrès Internat. Bot., sect. 17. — Desikachary T. V. (1957). Electron microscopy studies on diatoms. J. Royal Microscop. Soc., ser. 3, 76, 1—2. — Echlin P. (1968). The use of the scanning reflexion electron microscope in the study of plant and microbial material. J. Royal Microscop. Soc., 88, 3. — Ehrenberg C. G. (1830). Beiträge zur Kenntniss der Organisation der Infusorien und ihrer geographischen Verbreitung, besonders in Sibirien. Physik. Abhandl. Akad. Wiss. Berlin. — Florin M. B. (1970). The fine structure of some pelagic freshwater diatom species under the scanning electron microscope. I. Svensk bot. Tidskr., 64. — Ehrlisch A. (1969). Etablissement de la structure complex d'une diatome fossile par l'analyse comparée des valves en microscopie photonique, electronique par transmission et électronique par balayage. Compt. rend. Acad. Sci., 268, 21. — Fryxell G. A. a. G. R. Hasle. (1972). *Thalassiosira excentrica* (Ehrenb.) Cleve, *Th. symmetrica* sp. nov., and some related centric diatoms. J. Phycol. 8, 4. — Grunow A. (1860). Ueber neue oder ungenügend bekannten Arten und Gattungen von Diatomaceen. Verhandl. K. K. Zool. Bot. Ges. Wien, 10. — Grunow A. (1862). Die österreichischen Diatomaceen nebst Anschluss einiger neuen Arten von andern Lokalitäten, und einer kritischen Übersicht der bisher bekannten Gattungen und Arten, I—II. Verhandl. K. K. Zool. Bot. Ges. Wien, 12. — Hasle G. R. (1962). Three *Cyclotella* species from marine localities studied in the light and electron microscopes. Nova Hedwigia, 4. — Hasle G. R. (1964). *Nitzschia* and *Fragilariopsis* species studied in the light and electron microscopes. I. Some marine species of the groups *Nitzschia*

and *Lanceolatae*. Skr. Norske Vidensk.-Acad. Oslo, I, Mat.-nat. kl., N. S., 16. — Hasle G. R. (1965a). *Nitzschia* and *Fragilariopsis* species studied in the light and electron-microscopes. II. The group *Pseudonitzschia*. Skr. Norske Vidensk.-Acad. Oslo, I, Mat.-nat. kl. N. S., 18. — Hasle G. R. (1965b). *Nitzschia* and *Fragilariopsis* species studied in the light and electron microscopes. III. The genus *Fragilariopsis*. Skr. Norske Vidensk.-Acad. Oslo, I, Mat.-nat. kl., N. S., 21. — Hasle G. R. (1968a). Observations on the marine diatom *Fragilariopsis kerguelensis* (O'Meara) Hust. in the scanning electron microscope. Nytt. Mag. Bot., 15, 3. — Hasle G. R. (1968b). The valve processes of the centric diatom genus *Thalassiosira*. Skr. Norske Vidensk.-Acad. Oslo, I, Mat.-nat. kl., N. S., 15, 3. — Hasle G. R. (1972a). Two types of valve processes in centric diatoms. Beih. Nova Hedwigia, 39. — Hasle G. R. (1972b). *Thalassiosira subtilis*. (*Bacillariophyceae*) and two allied species. Norv. J. Bot., 19. — Hasle G. (1972c). *Fragilariopsis* Hustedt as a section of the genus *Nitzschia* Hassall. Beih. Nova Hedwigia, 39. — Hasle G. R., G. A. Fryxell. (1970). Diatoms cleaning and mounting for light and electron microscopy. Trans. Amer. Microscop. Soc., 89, 4. — Hasle G. R. a. B. R. Heimdal. (1968). Morphology and distribution of the marine centric diatom *Thalassiosira antarctica* Comber. J. Royal Microscop. Soc., 88, 3. — Hasle G. R. a. B. R. Heimdal. (1970). Some species of the centric diatoms genus *Thalassiosira*, studied in the light and electron microscopes. Beih. Nova Hedwigia, 31. — Hay W. W. a. P. A. Sandberg. (1967). The scanning electron microscope a major breakthrough for micropaleontology. Micropaleontology, 13. — Helmcke J. G. u. W. Krieger. (1952—1970). Diatomeenschalen im elektronenmikroskopischen Bild, I—VII. — Hendey N. I. (1937). The plankton diatoms of the southern seas. «Discovery» Report, 16. — Hendey N. I. (1959). The structure of the diatom cell wall as revealed by the electron microscope. J. Quekett Microsc. Club, ser. 4, 5, 6. — Hendey N. I. (1964). An introductory account of the smaller algae of British Coastal Waters. V. *Bacillariophyceae* (Diatoms). Ministry of Agricult., Fish. a. Food Fish. Investig., 4. — Hustedt F. (1927—1966). Die Kieselalgen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. In: Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschlands, Österreich und der Schweiz, VII, 1, 1—5; 2, 1—6; 3, 1—4. — Hustedt F. (1930). *Bacillariophyta* (*Diatomeae*). In: A. Pascher. Die Süßwasser-Flora Mitteleuropas, 10. — Hustedt F. (1945, 1952). Die Struktur der Diatomeen und die Bedeutung des Elektronenmikroskops für ihre Analyse, I, II. Arch. Hydrobiol., 41 (1945—I), 47 (1952—II). — Hustedt F. (1953). Parallelismus in der Strukturentwicklung verwandter Diatomeengattungen und seine Bedeutung für die Systematik. (Diskussion nach Vortrag von F. Hustedt). Proc. Seventh. Intern. Bot. Congr. Stockholm, 1950. — Hustedt F. (1955). Die grundsätzliche Struktur der Diatomeen-Membran und die taxonomische Auswertung elektronenmikroskopischer Diatomeenaufnahmen. Bot. Notiser, 108. — Hustedt F. (1966). Der ultramikroskopische Bau der Zellwand in Beziehung zur Systematik der Diatomeen. Ber. Deutsch. Bot. Gesellschaft, 79, 10. — Jermay A. C., B. S. Martin. (1970). Appendix: A note on the preparation of material for the scanning electron microscope. Watsonia, 8. — Karsten G. (1928). *Bacillariophyta* (*Diatomeae*). In: A. Engler u. K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2. — Kolbe R. W. (1948—1951). Elektronenmikroskopische Untersuchungen von Diatomeenmembran. I (1948)—Ark. Bot., 33A, 17; II (1951)—Svensk bot. Tidskr., 45, 4. — Kolbe R. W. (1953). On the Microstructure of Diatoms. Proc. Seventh Internat. Bot. Congr. Stockholm 1950. — Kolbe R. W. (1954). Einige Bemerkungen zu drei Aufsätzen von F. Hustedt. Bot. Notiser, 43, 3. — Kolbe R. W. (1956). Zur Deutung und Auswertung elektronenmikroskopischer Aufnahmen in der Diatomeenkunde. Bot. Notiser, 109, 3. — Kolbe R. W. u. E. Götz. (1943). Elektronenoptische Diatomeenstudien. Ber. Deutsch. Bot. Gesellschaft, 61, 3. — Kützing F. T. (1833). Synopsis Diatomearum oder Versuch einer systematischen Zusammenstellung der Diatomeen. Linnaea, 8. — Kützing F. T. (1844). Die Kieselchaligen Bacillarien oder Diatomeen. — Kützing F. T. (1849). Species Algarum. — Miller U. (1969). Fossil Diatoms under the scanning electron microscope. (A preliminary report). Sverig. Geolog. Undersökn., Ser. C, 642, Arsbok 61, 5. — Oatley C. W. (1966). The scanning electron microscope. Sci. Progress, 54. — Oatley C. W., W. C. Nixon a. R. F. W. Pease. (1965). Scanning electron microscopy. Adv. Electronics a. Electron Physics, 21. — Okuno H. (1944—1968). Electron microscopical study on fine structure of diatom frustules. Kadaku Tokyo, I (1944) 14; II (1944) 14; III (1947) 17; Bot. Mag. Tokyo, VI (1949) 62; VII (1949) 62; VIII (1950) 63; IX (1952) 65; X (1953) 66; XI (1953) 66; XII (1954) 67; XIII (1955) 68; XIV (1956) 69; XV (1967) 70; XVI (1957) 70; XVII (1959) 72; XVIII (1960) 73; XIX (1962) 73; XX (1968) 81. — Okuno H. (1951—1954). Electron microscopical study of antarctic diatoms. J. Jap. Bot., I (1951) 26; II (1952) 27; III (1952) 3; IV (1954) 28; V (1954) 28; VI (1954). 29. — Okuno H. (1954—1959). Electron-microscopic fine structure of fossil diatoms. I—VI. Trans. Paleont. Soc. Japan, n. s. I (1954), 13; II (1954), 14, III (1955), 19; IV (1956), 21; V (1958), 21; VI (1959), 36. — Okuno H. a. K. Kurosawa (1957). Index of Diatoms researched with the electron microscope. Bull. Facult. textile fibers. Kyoto Univ. Industr. Arts. a. Textile Fibers, 2, 1. — Østrup E. (1940). Danske Diatoméer. — Patrick R., C. W. Reimer. (1966). The diatoms of the United States. I. Monogr. Acad. nat. sci. Philadelphia, 13. — Peragallo H. et M. Peragallo. (1896—1908). Diatomées marines de France et des districts maritimes voisins. — Petit P. (1877). Liste des diatomées et des desmidiées observées dans les environs de Paris précédé d'un essai de classifications des diatomées. Ex-

traits Bull. Soc. Bot. France, XXIII, XXIV. — P f i t z e r E. (1871). Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Bacillariaceen (Diatomaceen). Bot. Abhandl. Morphol. u. Physiol. In: J. Hanstein, 2, 1. — R a b e n h o r s t L. (1853). Die Süßwasser-Diatomaceen (Bacillarien) für Freunde der mikroskopie. — R a b e n h o r s t L. (1864). Flora Europaea algarum aquae dulcis et submarinae. Sect. I. Algae Diatomaceas Complicteus. — R o s s R. (1963a). Ultrastructure research as an aid in the classification of diatoms. Ann. New York Acad. Sci., 108, Art. 2. — R o s s R. (1963b). The diatom genus *Capartogramma* and the identity of *Schizostauron*. Bull. Brit. Museum (Nat. Hist.) Bot., 3, 2. — R o s s R. a. P. A. S i m s. (1970). Studies of *Aulacodiscus* with the scanning electron microscope. Beih. Nova Hedwigia, 31. — R o s s R. a. P. A. S i m s. (1971). Generic limits in the *Biddulphiaceae* as indicated by the scanning electron microscope. In: Proc. Systemat. Assoc. Simpos. «Scanning Electron Microscopy; Systemat. Evolut. Application». — R o u n d F. E. (1970). The deliniation of the genera *Cyclotella* and *Stephanodiscus* by light microscopy, trasmission and reflecting electron microscopy. Beih. Nova Hedwigia, 31. — S c h m i d t P. (1927). Ist die scharfe Trennung zwischen centrischen und pennaten Diatomeen haltbar? Intern. Rev. Hydrobiol. Hydrograph., 17. — S c h ü t t F. (1896). *Bacillariales (Diatomeae)*. In: A. Engler u. K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, I, Abt. 1 b. — S m i t h H. L. (1872). Conspectus of the families and genera of the *Diatomaceae*. — S m i t h K. C. A. a. C. W. O a t l e y. (1955). The scanning electron microscope and its fields of application. Brit. J. Applied Physics, 6, 11. — S m i t h W. (1853—1856). A synopsis of the British *Diatomaceae*. I (1853); II (1856). — S y l v e s t e r - B r a n d l e y P. C. (1969). Aluminium coating in scanning electron microscopy. Micropaleontology, 15, 3. — T a y l o r T. N. (1968). Application of the scanning electron microscope in paleobotany. Trans. Amer. Microscop. Soc., 87, 4. — T a y l o r T. N. a. D. A. E g g e r t. (1969). Studies of spores from carboniferous fructifications. I. Introductions and preliminary survey utilizing the scanning electron microscope. Trans. Amer. Microscope Soc., 88, 3. — T a y l o r T. N. a. M. A. M i l l a y. (1969). Application of the scanning electron microscope in paleobotany. Proc. II Annual Scann. Electron Microsc. Simp. II. P. Res. Inst. Chicago. — T h o r n t o n P. R. (1965). The scanning electron microscope. Science J, 2. — V a n H e u r c k H. F. (1880—1885). Synopsis des Diatomées de Belgique. — W o r n a r d t W. W. (1970a). Diatom research and the scanning electron microscope. Beih. Nova Hedwigia, 31. — W o r n a r d t W. W. (1970b). Miocene marine diatoms and silicoflagellates from Newport Lagoon, Newport Beach, California. — W o r n a r d t W. W. (1971). Eocene, miocene and pliocene marine diatoms and silicoflagellates studied with the scanning electron microscope. Proc. II, Planctonic Conference, Roma, 1970.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 14 XII 1972.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 529.9 : 581.9 (424.8) : 681.3

D. A. Cadbury, J. G. Hawkes, R. C. Readett. A computer mapped flora (A study of the County of Warwickshire). Published for the Birmingham Natural History Society by Academic Press, London and New York, 1974, X+768 p. (Д. А. Кэдбэри, Дж. Г. Хокс, Р. К. Ридет. Закартированная компьютером флора (исследование графства Уорикшир). Бирмингемское общество естественной истории, 1971)

L. I. MALYSHEV. (A REVIEW)

Рецензируемая книга написана в духе традиций английских локальных и посвященных отдельным графствам «Флор», вместе с тем она является своеобразной моделью, интересной в методическом отношении.

До рассматриваемого издания графству была посвящена составленная Баньо-лом «Флора Уорикшира» (Bagnall, 1891), давно устаревшая. Новая «Флора» задумана с самого начала как коллективный труд. Полевой сбор фактического материала проводился свыше 15 лет (1950—1965 гг.) профессиональными ботаниками и любителями.

Территория была условно разделена на 2450 квадратов площадью по 1 км², сгруппированных по 4 в тетрады так, что каждые 25 тетрад образовывали в совокупности большой квадрат со сторонами 10×10 км. Для полевого обследования в каждой тетраде выбирался в случайном порядке однокилометровый квадрат. В отношении флоры сосудистых растений всего было обследовано 613 таких однокилометровых квадратов и дополнительно 256 квадратов специально выбранных, но данные по последним использовались только для составления карт и не учитывались при статистической обработке материала.

Для каждого квадрата составлялся перечень видов; условными обозначениями отмечались местообитания видов и обилие их. Квадраты посещались не менее трех раз в разные сезоны года, при этом для отдельных трудных таксономических групп растений обязательно собирались гербарные образцы, которые впоследствии определялись руководителями исследований или же узкими специалистами.

Все местообитания были условно разделены на типы, которые объединялись в свою очередь в 9 (первоначально 8) крупных выделов. Обилие (по терминологии авторов «встречаемость») вида в каждом местообитании в пределах того или иного квадрата определялось глазомерно по 5 градациям. В однокилометровых квадратах найдено в среднем по 200 видов растений. Явно недообследованные квадраты посещались повторно более опытными специалистами. Практиковалось также размещение опытного и молодого регистраторов на соседних участках с обменом впечатлениями по вечерам.

Руководители исследования (три основных автора книги и М. К. Кларк) делали разnosку полевых данных на повидовые бланки для последующего введения в электронную вычислительную машину (ЭВМ). Программу для компьютера составил Брайэн Кершо.¹ В результате ЭВМ с графопостроителем (incremental graph plotter) вычертила карты распространения растений, на которых наличие вида в тетрадах обозначалось, по данным обследования соответствующих однокилометровых квадратов, символами 9 основных типов местообитаний, в которых тот или иной вид был обнаружен. При этом символы, изображенные жирной (в действительности двойной) чертой, обозначают, что вид в местообитании более или менее обилен, а светлой (одинарной) чертой, что он редок.

Эту чрезвычайно громоздкую работу по трансформации условных обозначений в графические символы для 175 000 данных и их вычерчиванию было бы трудно выпол-

¹ Не следует смешивать Брайэна Кершо (Brian L. Kershaw) с Кеннетом Кершо, автором книги «Количественная и динамическая экология» (K. A. Kershaw, «Quantitative and dynamic ecology», 1964).

нить без помощи ЭВМ. К тому же практически было бы невозможно избежать ошибок. На составление каждой карты машине потребовалось лишь около 3 секунд. Кроме карт, ЭВМ дала сведения о количестве отметок вида в каждом местообитании, о количестве квадратов, в которых вид найден, и о количестве квадратов, в которых отмечено то или иное местообитание. Эти данные позволили установить в процентах встречаемость видов в различных местообитаниях и с поправкой на то, что сами местообитания могут быть редкими или обычными, объективно установить приуроченность растений к тем или иным местообитаниям.

Для редких видов, найденных лишь в 7—15 квадратах, было нецелесообразно составлять карту с данными о местообитаниях ввиду недостаточности материала для обработки. Вместо этого ЭВМ составила с помощью линейного печатающего устройства (line printer) упрощенные карты, на которых нахождение в тетраде (точнее в каком-либо местообитании) отмечалось знаком умножения (x), а редкого вида знаком сложения (+).

В композиционном отношении книга построена по классическому плану. После предисловия и введения следуют главы, призванные осветить внешние условия существования местной флоры — «Физико-географические условия и особенности графства, физико-географическое районирование» (G. T. Warwick), «Геология и почвы» (F. W. Shotton). Описания растительности нет, но этот пробел компенсирован в дальнейшем при характеристике местообитаний.

Глава «Историческая география, развитие поселений и землепользование» (H. Thorpe) на первый взгляд вызывает недоумение во флористической сводке. Ознакомление с материалом вскоре убеждает, что этот раздел позволяет понять большое влияние хозяйственной деятельности человека на местную флору. В частности, произошло обогащение видового состава растений многими заносными и интродуцированными видами и одновременное вымирание некоторых туземных растений. В целом флора оказалась богаче в местах более нарушенных хозяйственной деятельностью человека.

Следующие главы, кроме раздела о мхах, написаны основными авторами «Флоры» (Кэдбэри, Хокс, Ридет). В начале помещен раздел по истории ботанического изучения графства. Две следующие главы («Методы регистрации и обработки данных», «Изучение местообитаний») важны в методическом отношении; их содержание ранее кратко опубликовано в особой статье (Hawkes и др., 1968).

Центральное место в сводке занимает раздел, посвященный видовому составу флоры («Цветковые и другие сосудистые растения», стр. 122—238). Каждому роду и виду присвоен кодовый номер, латинское название растения сопровождается английским. В отличие от советских флористических сводок дается библиографическая ссылка на автора, впервые опубликовавшего данные о нахождении вида в графстве, или же указан коллектор, впервые обнаруживший растение в графстве, указано место хранения гербарного образца. Кратко, но выразительно описано распространение каждого вида в графстве, приведены характерные местообитания с указанием встречаемости в масштабных процентах; перечислены соседние графства, в которых вид обнаружен. Таблицы для определения приведены только для некоторых критических таксономических групп.

Основной объем книги (стр. 239—616) занимают карты распространения сосудистых растений; основа их синяя, а нанесенные ЭВМ данные черные. Первые 717 крупных карт (13.3×19.6 см) расположены по 2 на страницу. Они составлены графопостроителем ЭВМ и содержат информацию тройного рода: нахождение вида в тетрадах, условия обитания и обилие. Следующие 59 карт меньшего размера (9.4×11.6 см) размещаются по 4 на страницу и составлены линейным печатающим устройством ЭВМ с обозначением обычных в тетраде видов знаком умножения, редких — знаком сложения.

Анализ карт облегчен для читателей книги приложением 13 прозрачных накладок, отдельно и для крупных, и для мелких карт. На них показаны рельеф, гидрологическая сеть и дренаж, поверхностная геология, среднее годовое количество осадков, средняя минимальная январская и средняя максимальная июльская температура, хорошо облесенные территории, уголья в виде перелесков, парков, древесных насаждений и выгонов, а также расположение однокилометровых квадратов, в которых изучалась бриофлора (см. ниже).

В главе «Сводный список сосудистых растений, анализ местообитания и данных по встречаемости» содержится в табличной форме свод количественных показателей. Для редких видов цифровые данные вследствие их малой статистической достоверности не указаны. Цифра общего количества сосудистых растений графства также не приведена.

Флору листостебельных мхов обследовал Т. Лэфлин (T. Laflin) способом выборочных квадратов. Ему принадлежит глава «Бриофиты». На 184 малых картах, составленных ЭВМ с помощью линейного печатающего устройства, знаком умножения показаны тетрады, где вид найден в фертильном состоянии, а знаком сложения только в стерильном.

Последних два раздела книги содержат перечень лиц, которые принимали участие в полевом изучении флоры или же просматривали гербарный материал по трудным в систематическом отношении группам растений. Книга заканчивается указателями авторов и коллекторов, на которых в тексте сделаны ссылки, латинских и английских названий растений. Списки библиографических источников даются в конце соответствующих глав. В приложении — цветная карта поверхностной геологии.

Книга написана в результате усилий многих участников. Полевое обследование флоры проводили 196 человек, таксономическому изучению материала содействовал 61 специалист. Материал систематизировала ЭВМ, программу для которой составил человек со специальной подготовкой. Текст книги писали 3 основных автора и 4 других специалиста. Примечательно, что полевой регистрацией флоры, наряду с профессиональными ботаниками, занимались также любители. Помощь при подготовке и публикации работы оказали общественные организации, прежде всего Бирмингемское общество естественной истории и Ботаническое общество Британских островов.

На наш взгляд, в данном случае вполне оправдана концентрация усилий большого, но временного коллектива ученых с целью изучения сравнительно небольшой территории и последующая публикация прекрасно оформленной объемистой «Флоры» (778 страниц большого формата, 22×29 см). Рассматриваемая книга, как и всякая другая локальная или посвященная определенному региону «Флора», играет роль эталона для познания более обширной территории. На примере этой «Флоры» можно почувствовать перспективу будущего, когда сведения по флористике будут накоплены в такой степени, что на очередь дня встанет вопрос о проведении углубленных исследований, но на основе иных, новых методических предположений и, возможно, с другими задачами. В настоящее время создание многих аналогичных «Флор» едва ли рационально.

«Закартированная компьютером флора» свежа в методическом отношении. Для полевого обследования использован метод выборочных квадратов (basic square method, предложен Хоксом), он основан на изучении эталонных, или пробных площадок. По свидетельству авторов книги, метод в значительной мере заимствован у Рональда Гуда (Good, 1948), который для графства Дорсетшир составлял списки видов растений в различных точках, распределенных по возможности равномерно. Из советских ботаников на преимуществе флористического обследования по квадратам обратил внимание И. Д. Кильдюшевский (1973а).

Для составления карт распространения растений использован метод представления на сеточной основе (grid square method), когда отмечается не нахождение вида в том или ином конкретном пункте, а квадрат в целом. На таких картах положение квадратов хорошо привязывается к сети координат. Точность картирования зависит не столько от масштаба карты-основы, сколько от размера образующих сеть квадратов. При этом ошибка экстраполяции в нанесении данных по сравнению с фактическим местонахождением растения в предельных случаях не превышает 0.71 части стороны квадрата. Закартированные таким способом данные хорошо поддаются статистической обработке и удобны для сведения воедино.

Вероятно, впервые метод представления на сеточной основе применен ботаниками США, которые в качестве сеточной основы использовали графства, на которые подразделяются отдельные штаты (Braun, 1935; Montgomery, 1957; Radford и др., 1965, 1968). Но выдающимся событием было опубликование «Атласа Британской флоры» (Perring, Walters, 1962; Perring, 1968), в котором использована регулярная сеть национальной топографической основы со сторонами квадратов 10×10 км. Этим же способом закартирована флора Хертфордшира (Donu, 1967) и Беркшира (Bowen, 1968) при стороне квадратов соответственно 2×2 и 5×5 км. Для Европы в целом приняты квадраты со сторонами 50×50 км («Atlas Florae Europaeae», 1, 1972). Начато картирование флоры Центральной Сибири в масштабе соответствия квадратов топографическим планшетами 1 : 100 000.

Крупные карты распространения растений в графстве Уорикшир весьма содержательны, так как включают информацию тройного рода (см. выше); для составления флористических карт такого рода ЭВМ с графопостроителем была применена впервые. Заслуживает также внимания опыт применения авторами классификации местообитаний, без которой было бы трудно собрать унифицированный полевой фактический материал, пригодный для машинной обработки. На важность унификации условий обитания при сборе мохообразных обратил внимание Кильдюшевский (1973б).

На картах распространения растений в графстве Уорикшир встречаемость видов не отмечена, но зато процентные показатели использованы в текстовой части и приведены в сводной таблице. Ранее авторов книги встречаемость видов вычислил Гуд (Good, 1948) в графстве Дорсетшир. Для графства Беркшир встречаемость видов отражена на картах, но определена лишь субъективно по трем градациям (Bowen, 1968).

Для советского читателя «Закартированная компьютером флора» представляет незаурядный интерес не столько содержанием фактического материала, сколько новизной методов исследования.

ЛИТЕРАТУРА

- К и л ь д ь ш е в с к и й И. Д. (1973а). В защиту флористических исследований по квадратам. Бот. ж., 58, 4. — К и л ь д ь ш е в с к и й И. Д. (1973б). Об унификации обозначений условий местообитания при сборах мохообразных. Бот. ж., 58, 2. — Atlas Florae Europaeae (Distribution of vascular plants in Europe), 1 (Pteridophyta). (1972). Ed. by Jaakko Jalas and J. A. Suominen on the basis of a team of European botanists. — B e g n a l l J. E. (1891). The flora of Warwickshire. — B o w e n H. J. M. (1968). The flora of Berkshire. — B r a u n E. L. (1935). Affinities of the flora of the Illinois Till Plain of southwestern Ohio. Rhodora, 37, 442. — D o n u J. G. (1967). Flora of Hertfordshire. — G o o d R. (1948). A geographical handbook of the Dorset flora. — H a w k e s J. G., B. L. K e r s h a w, R. C. R e a-

d e t t. (1968). Computer mapping of species distribution in a county flora. *Watsonia*, 6, 6. — M o n t g o m e r y F. H. (1957). *Dentaria* in Indiana and Ohio. *Rhodora*, 59, 703. — P e r r i n g F. H. (ed.). (1968). Critical supplement to the Atlas of the British Flora. — P e r r i n g F. H., S. M. W a l t e r s (eds.). (1962). Atlas of the British Flora. — R a d f o r d A. E., H. E. A h l e s, C. R. B e l l. (1965). Atlas of the vascular flora of Carolinas. — R a d f o r d A. E., H. E. A h l e s, C. R. B e l l. (1968). Manual of the vascular flora of the Carolinas.

Л. И. Малышев.

Сибирский институт
физиологии и биохимии растений
Сибирского отделения
Академии наук СССР,
Иркутск.

Получено 15 VIII 1973.

ХРОНИКА

УДК 061.75 : 006.9 : 58 : 006.16 : 006.12 (4 + 57)

Л. Ю. Буданцев

**МУЗЕЙ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В. Л. КОМАРОВА
АКАДЕМИИ НАУК СССР
(К 150-летию со дня основания)¹**

L. YU. BUDANTSEV. THE MUSEUM OF THE V. L. KOMAROV
BOTANICAL INSTITUTE, ACADEMY OF SCIENCES OF THE U. S. S. R.
(TO THE 150-TH ANNIVERSARY OF FOUNDATION)

Год 1823-й был весьма примечательным в истории развития отечественной ботаники. В этот год почти одновременно произошло несколько событий, сыгравших решающую роль в формировании русской ботанической школы, сохранившей свои основные традиции до наших дней.



Ботанический музей Ботанического института Академии наук СССР.

В 1823 году Академия наук приняла решение о создании Ботанического музея на базе обширных гербариев и библиотеки, принадлежавших Кунсткамере. В этом же году произошла реорганизация основанного Петром Первым Аптекарского огорода в Императорский Ботанический сад со специальным отделом для хранения неживых растительных объектов — Ботаническим музеем. Оба эти события совпали с прекращением деятельности подмосковного Горенковского ботанического сада и перебази-

¹ Статья публикуется в связи с 250-летием Академии наук СССР.

рованием части его коллекций, особенно гербарных, в Петербург, ставший теперь единым центром ботанической науки в России.

Интерес к музейному делу в России возник гораздо раньше и был неразрывно связан с эпохой Петра Первого, положившей начало бурному развитию научной мысли и научно-организационной деятельности в государственном масштабе. Первым естественноисторическим музеем, как известно, была петровская Кунсткамера — собрание не только «дикинонок» и «монстров» различного происхождения, но и крупнейших коллекций животных и растений, представлявших уже тогда огромную научную ценность. Коллекционные фонды Кунсткамеры легли в основу старейших музеев страны — Этнографического, Зоологического и Ботанического музея Академии наук.

Одновременное создание и длительное сосуществование двух Ботанических музеев, к тому же тесно связанных «личной унией» крупнейших ботаников, было тем не менее вполне оправданным вследствие неодинаковой организационной структуры, различиям в направлении научных исследований и содержании коллекционных фондов, в персональном составе ученых этих учреждений, носящих одинаковое название. В дальнейшем речь пойдет исключительно о Музее Ботанического сада.

Музей Ботанического сада, как и Сад в целом, были призваны решать многие практические вопросы интродукции, использования и показа полезных растений дикой флоры. В соответствии с предшествующей вековой традицией сборов и введения в культуру полезных представителей растительного мира формировались и основные коллекции Аптекарского огорода — Ботанического сада, положенные в основу коллекционных фондов и экспозиций заново созданного Ботанического музея.

Коллекционные фонды

Коллекционные фонды Ботанического музея к моменту его создания составляли образцы семян и плодов дикорастущих видов, используемых человеком, а также растений, введенных в культуру в разных странах, спилы и крупномерные стволы древесных пород, различные поделки из растительных материалов, остатки ископаемых растений; в общей сложности около 10 тысяч образцов.

Довольно продолжительное время Музей существовал номинально, так как его коллекции размещались в разных зданиях Ботанического сада и практически были недоступны для изучения и обзора. Лишь в 1847 г. Музей получил самостоятельное помещение — шесть комнат во втором и третьем этажах современного корпуса № 14. С этого момента началась усиленная работа по систематизации коллекций и их размещению.

Первоначально Музей возглавлялся непосредственно директорами Ботанического сада — крупнейшими ботаниками того времени Ф. Б. Фишером, К. А. Мейером, Э. Л. Регелем. В 1863 г. была учреждена самостоятельная должность директора Музея, замещавшаяся в дальнейшем такими учеными, как К. И. Максимович, А. Ф. Баталин, Н. А. Монтеверде, И. В. Палибин, В. И. Полянский и др.

Со времени переезда в специальное помещение коллекционные фонды Музея начинают быстро пополняться за счет новых поступлений. К 1863 г. число образцов коллекционного фонда увеличилось в 3 раза и достигло 32 700. Продолжается работа по каталогизации и выявлению экспонатов для последующих выставок. Четко разграничиваются 4 основные коллекции: растительных продуктов, или ботанико-экономическая, дендрологическая, карпологическая и палеоботаническая, закладываются основы будущей ботанической экспозиции.

Коллекция растительных продуктов

Научное и прикладное значение музейных коллекций было по достоинству оценено учеными-ботаниками того времени. Так, коллекция растительных продуктов, в которую входят преимущественно образцы культурных и диких растений, используемых человеком для получения пищевых, лекарственных и технических продуктов, а также всевозможные поделки и изделия из точно определенных видов растений, неоднократно служила основой для выполнения оригинальных, в основном с выходом в практику, исследований.

Широко использовалась, в частности, уникальная по полноте коллекция хлебных злаков для изучения сортов и определения их устойчивости в разных климатических зонах России, что входило в круг основных задач Ботанического сада. Вопросы эти разрабатывались непосредственно директором Сада и Музея Ф. Б. Фишером и его помощниками. Первые крупные работы по этой теме были опубликованы в 1836—1837 гг. и представляют собой одну из наиболее ранних попыток классификации хлебных злаков. Позднее в этих исследованиях приняли участие Ф. Кернике и один из лучших знатоков русских культурных растений Баталин.

В более поздний период крупнейшие русские экспедиции Н. М. Пржевальского, Г. Н. Потанина, В. И. Роборовского, М. М. Березовского, П. К. Козлова, А. Э. Регеля, В. И. Липского и других путешественников доставили в Музей ценные коллекции по культурным и лекарственным растениям из Центральной Азии, с Дальнего Востока, из Монголии, Китая, Тибета, Средней Азии, Цейлона.

В этот период были доставлены также многие очень крупные образцы древесины, растений-подушек, дерновины злаков, экземпляры древоподобных зонтичных, ставшие украшением экспозиции Музея. Приходится лишь удивляться настоячивости

и терпению ученых-путешественников, которые находили возможность в условиях бездорожья и скромного гужевого транспорта переправлять в Музей столь громоздкие, а порой очень хрупкие ботанические объекты.

Новые материалы привлекли внимание широкого круга специалистов, в частности в Бюро по прикладной ботанике. Особую ценность и в наши дни представляет собрание лекарственных растений. Благодаря сборам Э. В. Бретшнейдера, А. М. Позднева, Н. Н. Шуныгина, Палибина и других Музей имеет исключительно полную коллекцию растительных продуктов, входящих в китайскую народную медицину и применяемых во врачебной практике Тибета. Еще до Октябрьской революции врачи и фармацевты часто пользовались этой коллекцией. В результате некоторые продукты тогда же успели войти в отечественную фармакопею и медицинскую практику.

В послереволюционный период работы по растительным продуктам в Музее приняли еще более широкий размах, что привело к необходимости создания при Музее специальной Лаборатории растительных продуктов и лекарственных растений (1919 г.). В 1934 г., когда Музей стал частью вновь созданного Ботанического института АН СССР, на базе этой лаборатории возник самостоятельный Отдел растительного сырья и ботанической разведки, ныне один из крупнейших отделов Института — Отдел растительных ресурсов. Попутно отметим, что созданная в 1868 г. при Музее Биологическая лаборатория переросла со временем в Отдел экологии и физиологии растений им. В. Н. Любименко (ныне несколько самостоятельных лабораторий и групп).

Ботанико-экономическая коллекция в советский период значительно пополнилась образцами, вывезенными нашими учеными В. А. Дубянским, Ю. Н. Вороновым, С. В. Юзепчуком, Л. Е. Родиным, Ал. А. и Ан. А. Федоровыми, И. В. Грушвицким, Ф. Х. Бахтеевым, Б. А. Шухободским и другими из Ирана, Южной Америки, Китая, Вьетнама, Египта, Индии и разных районов СССР. Пополнение коллекции шло также путем обмена с некоторыми музеями и научными учреждениями у нас в стране и за рубежом.

В настоящее время ботанико-экономическая коллекция благодаря заботам ее хранителя А. П. Белавской и лаборанта Т. А. Зайцевой приведена в полный порядок, а все образцы (17 042 экз.) занесены в соответствующие каталоги. Продолжается обработка образцов низших растений с помощью сотрудников Отдела низших растений БИНа.

Научная работа с ботанико-экономической коллекцией в наши дни практически не ведется, так как в тематику Института не входят вопросы изучения культурных растений. Проблемы, связанные с лекарственными растениями и растительными веществами, в полном объеме выполняет Отдел растительных ресурсов БИНа. Однако коллекцией постоянно пользуются сотрудники института и работники некоторых промышленных предприятий и художественных училищ, которых привлекают превосходные образцы народного творчества и ручного промысла; значительная часть образцов этой коллекции размещена в экспозиционных залах Музея, а также используется как иллюстративный материал при чтении лекций и работе с учащимися и студентами.

Карпологическая коллекция

Наиболее крупной по числу образцов (30 657 образцов, относящихся к 21 тысяче видов цветковых растений) является карпологическая коллекция.

Сбор семян и плодов диких растений всегда рассматривался в числе основных задач Ботанического сада и Музея. Поэтому Музей с первых дней его существования уже располагал весьма обширным собранием плодов и семян, насчитывающим более 8 тысяч образцов. При содействии Ф. Б. Фишера большинство крупных экспедиций 20-х—40-х годов прошлого столетия получало задания по сбору семян и плодов. В результате богатые сборы поступили от И. О. Шовица (Закавказье, Средняя Азия), Л. Риделя (Бразилия), И. Стюарта (Южная Америка, Сандвичевы о-ва, о. Святой Елены, Камчатка, Аляска), Н. С. Турчанинова (Даурия), А. И. Шренка (Джунгария), Максимовича (Приморье, Япония) и ряда других ученых. К 1856 г. коллекция уже насчитывала 25 тыс. образцов. Позднее много образцов поступало от экспедиций Русского географического общества и Переселенческого управления. Среди коллекторов второй половины прошлого и первой половины нашего столетия следует особо отметить В. И. Липского, Э. Л. Регеля, Б. А. Федченко, Н. М. Пржевальского, Н. А. Монтеверде, П. М. Жуковского, Н. И. Вавилова, В. И. Полянского, Л. Е. Родина, С. Г. Сааква, О. В. Заленского, З. Т. Артюшенко, передавших Музею свои сборы семян и плодов из Бразилии, Чили, Австралии, Китая, Индонезии, Индии, Северной Африки. Во время Великой Отечественной войны карпологическая коллекция сильно пострадала: было утрачено несколько тысяч образцов. В настоящее время коллекция, однако, переросла рекордную официально зарегистрированную цифру — 30 076 образцов, достигнутую к 1923 г.

Научное значение карпологической коллекции Музея бесспорно. Она дает возможность изучать вопросы сравнительной морфологии и анатомии плодов и семян, исследовать проблемы, связанные с систематикой и филогенией высших растений. Например, в последние годы коллекцией пользовались Е. Г. Бобров и О. А. Муравьева при монографической обработке хвойных. Для сравнительно-морфологического изучения коллекция семян и плодов была использована известным карпологом Н. Н. Каденом и рядом других специалистов из Ленинграда, Москвы, Кishинева, Ульяновска.

Наиболее полно в карпологической коллекции представлены роды *Delphinium*, *Ranunculus*, *Clematis*, *Thalictrum*, *Aconitum* (*Ranunculaceae*); *Astragalus*, *Acacia*, *Cas-*

sia, *Trifolium*, *Hedysarum*, *Phaseolus* (*Fabaceae*); *Ferula*, *Bupleurum*, *Eryngium*, *Heracleum* (*Apiaceae*); *Centaurea*, *Aster*, *Hieraceum*, *Artemisia*, *Senecio* (*Asteraceae*), а также многие другие роды из сем. *Caryophyllaceae*, *Cruciferae*, *Sterculiaceae*, *Arecaceae* (*Palmae*) с общим числом видов 2733.

В настоящее время хранители карпологиической коллекции В. И. Кожанчиков и Н. Б. Серафимович проводят исследования по генетической классификации плодов и морфологии семян водных растений. Сотрудница Музея Г. В. Шибакина изучает плоды типа «костянка» у растений сем. аралиевых. Несколько лет назад Кожанчиковым на материалах карпологиической коллекции была защищена кандидатская диссертация по морфологии семян гвоздичных в связи с систематикой этого семейства.

Наиболее интересные и практически важные образцы плодов и семян выставлены в экспозиционных залах Музея. Постоянное внимание посетителей неизменно привлекают уникальные по величине и сохранности плоды хлебного дерева *Artocarpus integer* (Thunb.) Merrill, *A. rigida* Blume, баобаба *Adansonia digitata* L., колбасного дерева *Kigelia pinnata* DC., горшечника *Lecythis urtigera* Mart., какао *Theobroma cacao* L., кокосовой и сейшельской пальм *Cocos nucifera* L., *Lodoicea sechellarum* Labill., стробилы саговников — *Cycas revoluta* L., *Encephalartos altensteinii* Lehm., *Dioon edule* Lindl., *Macrozamia perowskyana* Regel и хвойных — *Araucaria brasiliana* A. Rich., *A. bidwillii* Hook., *Pinus lambertiana* Dougl., *P. coulteri* D. Don.

Дендрологическая коллекция

Дендрологическая коллекция, насчитывающая 10 606 образцов, в том числе много крупных стволов и спилов, относящихся к 3140 видам, по достоинству занимает ведущее место в собраниях Музея.

Первые образцы дендрологической коллекции, точные даты поступления которых зачастую установить трудно, накапливались в Аптекарском огороде задолго до возникновения Музея. Это были главным образом не удобные для хранения в гербарии крупные обрезки ветвей и стволы кустарников, но иногда и спилы или обрубки стволов деревьев. Серьезное и целенаправленное пополнение дендрологической коллекции началось, однако, лишь после образования Музея. Благодаря работам Ф. Б. Фишера в коллекцию стали поступать образцы почти от всех ботанических экспедиций как с территории России, так и из-за рубежа. В 30-х годах прошлого столетия ботаник Ридель доставил большое количество образцов древесины из тропических лесов Бразилии, Шовиц и Шренк передали Музею свои сборы из Северного Ирана, Южного Закавказья, с севера европейской части России, из Западной Сибири, Джунгарии. Первые русские кругосветные экспедиции также значительно дополнили коллекцию множеством ценных дендрологических экспонатов. К 1850 г. дендрологическая коллекция насчитывала 1123 образца. Во второй половине прошлого столетия крупные поступления были получены от Максимовича после завершения им длительного путешествия по Амурскому краю, Маньчжурии и Японии, а также получены в дар от директора ботанического сада в Мельбурне Ф. Мюллера. В предреволюционные годы широкий размах исследований Кавказа, Средней Азии, Казахстана, Дальнего Востока и Камчатки, осуществлявшихся Переселенческим управлением и учеными Ботанического сада, обеспечил значительный прирост фондов дендрологической коллекции. В 1913 г. в коллекции было собрано 8423 образца древесины.

В советский период дендрологическая коллекция постоянно пополнялась новыми сборами из разных районов СССР и многих зарубежных стран. Многочисленные образцы древесины были переданы Музею В. Л. Комаровым, А. А. Никитиным, Ан. А. Федоровым, А. Л. Тахтаджяном, М. С. Яковлевым, Заленским, а также сотрудниками Музея Полянским, Е. В. Будкевич, Е. С. Чавчавадзе, Грушвицким, Н. Т. Скворцовой. Постоянным источником пополнения дендрологической коллекции являлся продолжающийся и поныне обмен со многими отечественными и зарубежными научными учреждениями и музеями.

Стволам древесных растений посвящена специальная экспозиция вдоль лестницы между вторым и третьим этажами Музея. Кроме того, значительная часть дендрологических образцов выставлена в других разделах музейной экспозиции. Это крупные спилы многолетних деревьев отечественной флоры — *Larix dahurica* Turcz., *Juniperus sibirica* Kom., *Quercus robur* L., *Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Iljin, представителей южноамериканских лесов — *Myrcarpus fastigiatus* Allen, *Cedrella fissilis* Vell., *Quercobachia lorentzii* Griseb., многие виды пальм из родов *Livistona*, *Arenga*, *Archontophoenix* и др.

Основа ксилотомических исследований в Музее была заложена К. Е. Мерклином, изучавшим анатомию ископаемых древесин в первой половине прошлого века. Его капитальный труд «*Palaeodendrologikon rossicum*» (1855) не утратил своей ценности до наших дней. В советский период эти исследования продолжил А. В. Ярмоленко. После 1933 г. основная часть коллекции ископаемых древесин была передана Лаборатории палеоботаники, изучение их ведется сейчас И. А. Шилкиной.

На материалах дендрологической коллекции по современным растениям в разное время был выполнен ряд крупных оригинальных работ, среди которых следует упомянуть «Определитель древесин по микроскопическим признакам» А. Ф. Гаммерман, А. А. Никитина и Т. Л. Николаевой (1946), «Древесина сосновых» Е. В. Будкевич (1961) и ряд работ по паренхимным и трахеальным элементам древесины хвойных, принадлежащих Е. С. Чавчавадзе — хранителю дендрологической коллекции Музея в настоящее время.

Благодаря стараниям Е. С. Чавчавадзе, Н. Т. Скворцовой и лаборанта И. Я. Рощиной дендрологическая коллекция приведена в полный порядок, все образцы зарегистрированы в каталоге и расположены по систематическому принципу. В коллекцию входит также более 2000 микроскопических препаратов голосеменных и покрытосеменных древесных растений.

Помимо научного, дендрологическая коллекция имеет большое прикладное значение. К ней часто обращаются специалисты по технической обработке древесины и реставраторы архитектурных памятников, художники-оформители, работники судебной экспертизы и др.

Палеоботаническая коллекция

Несколько слов необходимо сказать о палеоботанической коллекции, собиравшейся в Музее более 100 лет и находившейся в его распоряжении до 1933 г. Развитие палеоботанических исследований в Музее связано с именами Мерклина, И. Ф. Шмальгаузена, Палибина, Ярмоленко, К. К. Шапоренко, А. Н. Криштофовича, значительно пополнявших коллекцию. Благодаря активной деятельности этих ученых в Музей поступили также образцы ископаемых растений от крупнейших палеоботаников второй половины прошлого столетия — Унгера, Геера, Эттингсгаузена, Штура, Гепперта, Сапорты и др. Это были главным образом дублиеты собраний остатков растений наиболее крупных палеозойских и кайнозойских флор Европы, описанных в классических монографиях по палеоботанике того времени. Большое число образцов поступало от отечественных геологов и путешественников из разных районов страны. В результате палеоботаническая коллекция к моменту ее передачи вновь организованному в 1933 г. Сектору (ныне лаборатории) палеоботаники насчитывала около 13 тысяч экземпляров. Хочется выразить надежду, что со временем палеоботаническая коллекция снова вернется в стены Музея.

Рост числа образцов основных коллекций
Ботанического музея АН СССР

Коллекция	Число образцов				
	1850 г.	1883 г.	1903 г.	1923 г.	1973 г.
Карпологиическая	8633	26586	27795	30076	30657
Дендрологиическая	1123	6731	7340	9322	10606
Экономическая	268	1027	4525	9169	17042
Палеоботаническая	270	1942	2098	3142	13000

В настоящее время в Музее создана заново экспозиция «История и эволюция растительного мира», в которой использованы многочисленные образцы ископаемых растений от докембрия до четвертичного периода. Часть этих материалов была собрана сотрудниками Музея в специально снаряженной экспедиции в Среднюю Азию и Казахстан, а также доставлена сотрудником Музея В. А. Николаевым из Антарктиды, что положило начало новому накоплению в Музее образцов ископаемых растений.

К коллекционным фондам Музея, помимо перечисленных выше, относится огромное количество фотографий растительных ландшафтов и отдельных растений, а также иконотека спор и пыльцы более чем 10 тысяч видов, собранная палинологом Д. Б. Архангельским.

В заключение краткого обзора коллекционных фондов Ботанического музея приведем сравнительные данные роста коллекций по отдельным периодам (см. таблицу).

Коллекционные фонды Музея — это бесценное ботаническое сокровище — целиком доступны для изучения специалистами разного профиля. Значительная часть наиболее интересных и показательных образцов (около 2000) выставлена в экспозиционных залах Музея.

Экспозиционная работа

Экспозиционная работа всегда была одной из основных забот сотрудников Музея и постоянно совершенствовалась. Создание ботанических экспозиций в Музее можно подразделить на 3 этапа. В дореволюционный период и в первые годы Советской власти экспозиция строилась на принципе показа в систематическом порядке коллекционных фондов. Эtiquетированные образцы были выставлены в специальных застекленных шкафах, а более крупные объекты — обрубки стволов, спилы и т. д. — смонтированы на подставках. Позднее была выделена так называемая «биологическая экспозиция», где были сгруппированы образцы растений, представляющих разные жизненные формы и биологические группы: лианы, растения-подушки, паразитные и насекомоядные растения. Основное место в экспозиции Музея этого периода было предоставлено полезным растениям (лекарственным, техническим, пищевым), они занимали 5 из 8 залов Музея. В остальных залах размещались экспонаты биологического, дендрологического и палеоботанического отделов.

В начале 30-х годов в связи с грандиозными задачами социалистического строительства в СССР руководство вновь созданного Ботанического института АН СССР решает коренным образом перестроить экспозицию Музея, вошедшего в состав института в качестве самостоятельного отдела.

Весной 1932 г. состоялось специальное совещание под председательством Б. А. Келлера, бывшего тогда директором БИНа, по вопросу реорганизации Музея. На этом совещании были сформулированы «основные установки реорганизации музея в общегосударственный Музей растительности СССР как сырьевой базы строительства социализма». Вместе с тем было подчеркнуто, что «Музей должен быть отражением всей работы БИНа». Было признано целесообразным теснее связать Музей с деятельностью Отдела геоботаники, которому, в лице В. Н. Сукачева, поручалось кураторство над Музеем. «Все собрания музея должны быть пересмотрены в сторону выделения коллекций на темы актуальные, связанные с соцстроительством СССР, с современной тематикой, что должно быть соответствующим образом отражено при монтаже и показе музея» (здесь и выше цитируется по протоколам, хранящимся в Архиве БИНа). Доклад о реорганизации Музея БИНа был сделан Келлером в Комитете консультации и пропаганды при Ленсовете и получил полное одобрение. Вскоре началась разработка конкретных тем экспозиции под руководством нового заведующего Музеем Сукачева, сменившего на этом посту Палибина.

По плану работы Музея на 1933—1937 годы решено было в дополнение к уже имевшимся разделам экспозиции создать три новые: растительное сырье как производительная сила, история растительного мира, динамика исследовательской работы БИНа. Разработка новых отделов экспозиции была поручена Сукачеву, Палибину, Шапоренко, Ярмоленко, А. Ф. Гаммерман, А. А. Никитину, с участием Б. А. Келлера и сотрудников Отдела геоботаники, а художественное оформление — Г. В. Аркадьеву. Несмотря на тесноту и непригодность выставочных помещений, за сравнительно короткий срок была проделана большая научная и оформительская работа, почти полностью завершенная к 1937 г., когда Музей был вновь открыт для обозрения.

Заново созданная экспозиция, хотя и была в целом доходчива и наглядна, но во многом носила слишком элементарный характер; в ней слабо были использованы ценнейшие коллекции Музея. Все это вызвало справедливую критику, которую следовало учесть при завершающих работах. Однако завершение работ по новой экспозиции было прервано Великой Отечественной войной. Музей был законсервирован, хотя и продолжал свою деятельность, принимая участие в организации в БИНе и в некоторых воинских частях выставок по съедобным и ядовитым растениям. Несмотря на большую заботу сотрудников Музея, оставшихся во время войны в Ленинграде, не удалось обеспечить полную сохранность музейных коллекций и части разделов экспозиции. Огромные разрушения, вызванные бомбежками и артобстрелом, вывод из строя отопительной системы, водопровода и электрического освещения — все это пагубным образом отразилось не только на состоянии Музея, но и всего Ботанического института в целом. Урон, нанесенный институту войной, оценивался в 1 млрд 48 млн рублей.

После войны и проведения необходимых восстановительных работ Музей приступил к реконструкции экспозиций и перестройке всей своей деятельности. В 1947 г. по плану реконструкции, с учетом указаний С. И. Вавилова, бывшего тогда Президентом АН СССР, и постановления Бюро Отделения биологических наук было решено превратить Ботанический музей из музея с элементарными экспозициями школьного типа в музей научный, с максимальным показом его богатейших коллекций и широким использованием последних для научно-исследовательской работы. Одновременно было признано необходимым создать взамен старой экспозиции, пришедшей частично в негодность, новую, которая должна была состоять из трех отделов: «Растительность мира по ботанико-географическим областям», «Мичуринское учение в биологии и преобразование природы» и «История растительного мира». Тематическая разработка этих разделов проводилась под руководством Грушвицкого, а их оформление было снова поручено Аркадьеву.

В 1951 г. Музей открыл двери для посетителей, показав основной раздел экспозиции — растительность мира. Работа по созданию этой экспозиции явилась началом современного этапа в экспозиционной деятельности Музея. Были разработаны новые методические принципы показа ботанических объектов на базе достижений мировой науки. В их основе лежит отказ от упрощенной трактовки научных проблем, строгая последовательность в отражении достигнутых наукой представлений о растительном мире, широкий показ натуральных экспонатов, органическое сочетание иллюстраций естественных ботанических ландшафтов с образцами растений, наиболее характерных для этих ландшафтов, и т. д.

Созданная после войны экспозиция просуществовала 10 лет, вплоть до постройки нового специального здания для Ботанического музея в 1961 г. Вопрос о необходимости строительства особого здания для Ботанического музея возник сразу же после основания Музея, так как старое помещение постоянно сдерживало рациональное размещение быстро растущих коллекционных фондов и экспозиции. Однако идея строительства здания Музея получила официальную поддержку лишь при Советской власти. В 1929 г. Ленинградское общество архитекторов по поручению Ботанического сада объявило открытый конкурс на составление проекта Ботанического музея. Проектным заданием предусматривалось размещение в новом здании Ботанического музея с лабораториями и лекционным залом на 500 человек. Здание должно было быть в 3 или 4 этажа общей полезной площадью 7 тыс. м². Предполагалось возвести здание рядом с Гербарием и объединить их в один комплекс. По неясным пока причинам оформле-

ние проекта нового здания Музея не получило дальнейшего развития. Только после войны, в конце 50-х годов, было получено разрешение на строительство здания Музея по проекту архитектора Иванова. В новом трехэтажном здании, общей площадью 1550 м², было предусмотрено 5 залов для размещения экспозиции и несколько комнат отведено под рабочие кабинеты, хранилища коллекционных фондов, фотолабораторию и некоторые другие службы. Как уже говорилось, в 1961 г. было закончено строительство нового здания и началась сложная работа по перебазированию коллекционных фондов и недавно созданной экспозиции на новое место, сделанная в кратчайшие сроки.

Что касается ботанической экспозиции, то с переездом в новое здание было решено значительно ее расширить и дополнить рядом других разделов. Особо следует отметить большой раздел «Растительные ресурсы СССР», разработанный коллективом Музея под руководством Ал. А. Федорова и Грушвицкого. В этом разделе размещено более 900 экспонатов. В конце 60-х годов был разработан и оформлен еще один раздел — «Охрана природы» (руководитель А. М. Семенова-Тяньшанская), посвященный 100-летию со дня рождения В. И. Ленина, а также начата под руководством Тахтаджяна разработка другого крупного раздела — «История и эволюция растительного мира», в основном завершенная в юбилейном для Музея году. Кроме созданных заново, полностью реконструирована выставка научных достижений БИНа, выполненная в новом варианте художником Музея Г. Г. Зубковым.

Таким образом, в настоящее время в Музее развернута многоотраслевая ботаническая экспозиция со следующими самостоятельными разделами: Растительность мира по ботанико-географическим областям, Растительные ресурсы СССР, Охрана природы, История и эволюция растительного мира, Стволы древесных растений, а также выставка — Научные достижения Ботанического института. По ботанической экспозиции имеется несколько подробных путеводителей, дающих общие представления о проблемах и фактическом материале, отраженных в разделах экспозиции. Площадь, занятая под экспозицию, составляет сейчас 740 м².

Заканчивая обзор экспозиционной деятельности Музея, необходимо отметить то большое внимание и помощь, которую оказывал Музею коллектив сотрудников БИНа при тематической разработке ботанической экспозиции, предоставляя Музею соответствующие научные материалы и экспонаты. Так, при разработке раздела «Растительные ресурсы СССР» участвовало 20 сотрудников Отдела растительных ресурсов и Отдела геоботаники, при подготовке «Растительность мира» персоналу Музея помогали 24 сотрудника из трех Отделов Института (Высших растений, Низших растений и Геоботаники), 9 сотрудников Лаборатории палеоботаники принимали участие в создании раздела «История и эволюция растительного мира». Художественное оформление экспозиции целиком выполнено оформительской группой Музея в составе Г. В. Аркадьева, Г. Г. Зубкова, О. П. Фитисенко и А. М. Сотова.

Большой опыт, накопленный в Ботаническом музее БИНа по консервации растений, разработке и оформлению экспозиций, размещению и хранению коллекционных фондов, широко используется при создании ботанических экспозиций в других научных и краеведческих музеях (Киевский естественноисторический музей, Музей землеведения Московского университета, природоведческие музеи в Баку, Минске, Бресте и многие другие).

Пропаганда ботанических знаний и научно-исследовательская работа

Задачи пропаганды ботанических знаний издавна были составной частью деятельности Музея. Помимо проведения экскурсий, Музей периодически участвовал во всевозможных выставках у нас в стране и за рубежом. В конце прошлого и в начале нашего столетия Музей выступал экспонентом на международных выставках лекарственных растений (Вена, 1873 г.), садоводства, плодоводства (Петербург, 1882, 1887, 1890, 1914 гг.), всероссийских сельскохозяйственных и культурно-промышленных выставках «Русская Ривьера» (1913 г.), «Устройство и оборудование школы» (1912 г.) и многих других. Вскоре после Октябрьской революции Музей принял участие в Петроградской сельскохозяйственной выставке (1922 г.). В последующие годы Ботанический музей неоднократно участвовал во Всесоюзной сельскохозяйственной выставке и Выставке достижений народного хозяйства СССР, где был удостоен ряда дипломов и медалей.

В самом Музее ведется большая лекционно-пропагандистская работа, рассчитанная на разные по образованию и интересам группы населения. Только за последние 5 лет сотрудниками Музея проведено 643 лекции-экскурсии, которые прослушало 17 тысяч человек. Общее же число посетителей за этот период составило 60,5 тысяч человек. О постоянно растущей популярности Ботанического музея говорит сравнение следующих цифр: с 1877 по 1960 год число посетителей Музея составило немногим более 150 тысяч человек, а лишь за последнее десятилетие Музей посетило 128 150 человек. В юбилейный год в Музее побывало более 23 тысяч экскурсантов. Сотрудники Музея постоянно проводят лекции и беседы на промышленных предприятиях, в учреждениях и учебных заведениях Ленинграда, выступают в массовой печати и передачах по телевидению, а также ведут большую шефскую работу среди школьников во дворах пионеров и на юннатских станциях города. Пропагандистская деятельность Музея не раз отмечалась почетными дипломами и грамотами Министерства культуры РСФСР и Управления культуры Ленинграда.

Богатые ботанические коллекции, сосредоточенные в Музее, служили и служат основой для проведения широкого круга научных исследований. Выше упоминались

некоторые наиболее важные исследования, выполненные в стенах Ботанического музея Ф. Б. Фишером, Баталиным, Мерклиным, Ярмоленко, Е. В. Будкевич и др. В соответствии с исторически сложившейся традицией основными направлениями научно-исследовательской работы в Музее являются ксилотомия, карпология, сравнительная морфология и анатомия семенных растений, а также разработка некоторых вопросов систематики и филогении растений.

В настоящее время в тематических научных исследованиях занято 12 из 21 сотрудника Музея. Среди них 9 научных сотрудников — кандидаты биологических наук и 3 старших лаборанта с высшим ботаническим образованием. Высокий уровень квалификации научных сотрудников и лаборантов позволяет ставить и решать некоторые весьма важные ботанические проблемы. Среди работ, выполняемых в последние годы в Музее, следует назвать монографическую обработку представителей сем. *Araliaceae* флоры ДРВ, проводимую Грушвицким, Н. Т. Скворцовой и Г. В. Шибакиной. Накопленный в Музее обширный ботанический материал по аралиевым способствует всестороннему морфолого-анатомическому изучению видов основных родов этого семейства. Уже сейчас опубликовано около 30 работ по этой теме. В результате комплексного исследования растений сем. *Araliaceae* будет дана детальная морфолого-анатомическая характеристика родов и видов аралиевых флоры ДРВ с выявлением родственных отношений и основных направлений эволюции внутри семейства, а также создана необходимая научная основа для последующего ресурсоведческого изучения отдельных видов аралиевых.

Традиционное для Музея направление научных исследований по ксилотомии успешно продолжает Е. С. Чавчавадзе. В отличие от преимущественно описательного характера ксилотомических работ прошлого сейчас исследуются анатомические признаки древесин в эволюционном и экологическом аспектах. Полученные данные будут обобщены в монографии по паренхимным и трахеальным элементам древесины хвойных.

Полутораековые карпологические исследования продолжают сейчас в Музее В. И. Кожанчиковым, Н. Б. Серафимович и Г. В. Шибакиной; об этих работах уже говорилось выше.

Сравнительно новым направлением исследований, проводимых в Музее, является изучение типов жилкования и эпидермального строения листьев двудольных растений. Эти вопросы на примерах видов *Araliaceae*, *Hamamelidaceae* и *Vitaceae* решались Н. Т. Скворцовой и И. Г. Зубковой, опубликовавшими цикл статей. В настоящее время Зубкова занята исследованием процессов формирования различных типов устьичных аппаратов в эпидерме листа двудольных.

С появлением в Музее новых сотрудников — палинолога Д. Б. Архангельского и альголога В. А. Николаева — впервые стало возможным разрабатывать некоторые вопросы, связанные с морфологией спор и пыльцы высших растений и диатомовых водорослей. В Музее уже положено начало накоплению коллекционных материалов по этим разделам. Большое пополнение ботанических образцов из Антарктиды получено в результате участия Николаева в работах 18-й Советской антарктической экспедиции в 1972—1973 гг.

Следует упомянуть еще одну научную тему, связанную с выполнением Международной биологической программы, — изучение продуктивности растений внутренних водоемов нашей страны, разрабатываемую в последние годы А. П. Белавской и Н. Б. Серафимович.

За последние 10 лет сотрудниками Музея было опубликовано в отечественных и зарубежных изданиях более 130 научных работ.

В короткой журнальной статье практически невозможно осветить историю и все стороны многогранной деятельности Ботанического музея, одного из старейших в нашей стране научно-просветительных учреждений. Но даже из краткого очерка видно, что на современном этапе в Музее не утрачены, а приумножены богатейшие коллекционные фонды и сохранены лучшие традиции отечественной ботаники по изучению богатств растительного мира и укреплению в сознании людей высоких принципов любви к окружающей природе и к науке о населяющих нашу планету растениях. На 150-м году жизни Ботанический музей переживает пору расцвета и находится на творческом подъеме.

ЛИТЕРАТУРА¹

Главный Ботанический сад РСФСР. (1923). — Главный Ботанический сад. Перспективный план с.-х. опытного дела РСФСР на 1928—1932 гг. (1929). — Комаров В. Л. (1919). Краткий путеводитель по Ботаническому саду. — Липский В. И. (1900). Краткий путеводитель по Императорскому Ботаническому саду (2-е изд. 1913 г.). — Монтеверде Н. А. (1902). Путеводитель по Музею Императорского С.-Петербургского ботанического сада. — Монтеверде Н. А. (1913). Музей и биологическая лаборатория Императорского С.-Петербургского Ботанического сада. В кн.: Императорский С.-Петербургский Ботанический сад за 200 лет его существования (1713—1913), ч. 2. — Отчеты С.-Петербургского ботанического сада за 1867—1915 гг. — Отчет о состоянии и деятельности Ботанического сада за 1917 г. (1918). — Отчет о состоянии и деятельности Главного Ботанического сада РСФСР за 1922 г. (1923). — Отчет о состоянии и деятельности Главного Ботанического сада РСФСР за 1923 г. (1925). — Пали-

¹ Включены основные источники по истории Ботанического музея БИНа АН СССР.

б и н И. В. (1898). Императорский Ботанический сад в Петербурге и его прошлое. — П а л и б и н И. В. (1931). Путеводитель по Музею Ботанического сада Академии наук СССР. — П о л я н с к и й В. И. (1957). Краткий исторический очерк Музея. В кн.: От Аптекарского огорода до Ботанического института. — П у т е в о д и т е л ь по экспозиции древесных стволов Ботанического музея. (1964). — Р а с т и т е л ь н о с т ь м и р а. Путеводитель по экспозиции музея Ботанического института им. В. Л. Комарова Академии наук СССР. (1965). — Р а с т и т е л ь н ы е р е с у р с ы СССР. Путеводитель по экспозиции Ботанического музея. (1973). — Р е г е л ь Э. (1873). Путеводитель по Императорскому С.-Петербургскому Ботаническому саду. — С о к о л о в В. С. и А л. А. Ф е д о р о в. (1947). Ботанический институт им. В. Л. Комарова Академии наук СССР. — Т р а у т ф е т т е р Р. (1873). Краткий очерк истории Императорского С.-Петербургского Ботанического сада. — Ф и ш е р - ф о н - В а л ь д г е й м А. А. (1899). Исторический очерк Императорского С.-Петербургского Ботанического сада. 1873—1898. — Ф и ш е р - ф о н - В а л ь д г е й м А. А. (1903). Краткий очерк деятельности Императорского С.-Петербургского Ботанического сада. (1897—1902). — Ф и ш е р - ф о н - В а л ь д г е й м А. А. (1905). Иллюстрированный путеводитель по Императорскому Ботаническому саду. — Э к с п о н а т ы М у з е я Императорского С.-Петербургского Ботанического сада на международной учебно-промышленной выставке «Устройство и оборудование школ». (1912). — Э к с п о н а т ы на сельскохозяйственной и культурно-промышленной выставке Черноморского побережья Кавказа «Русская Ривьера», (1913). — В а г а н о в Р. А. ed. (1962). An outline of history of the V. L. Komarov Botanical Institute of the USSR Academy of Sciences. (1714—1961). — H e r d e r F. (1893). Die in St.-Petersburg befindlichen Herbarien und botanischen Museen. Bot. Centralbl., LV, 9—10.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 23 I 1974.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 007+338.984.2 : 58.0001.2 (477)

К. М. Сытник

ОРГАНИЗАЦИЯ, ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ РАЗВИТИЯ БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ НА УКРАИНЕ¹

K. M. SYTNIK. THE ORGANIZATION, MAIN RESULTS
AND DEVELOPMENT PERSPECTIVES OF BOTANICAL RESEARCHES
IN UKRAINE

Ботаника на Украине вот уже более полувека развивается как неотъемлемая составная часть ботанической науки Советского Союза. Творческое содружество украинских ботаников со своими коллегами, работающими во всех братских республиках, взаимосвязи с научными учреждениями других союзных республик стали нормой и важнейшим условием плодотворной деятельности ботанических учреждений нашей республики. Совместная работа с ботаническими учреждениями всей страны способствовала повышению уровня ботанической науки, общественной ботанической жизни в республике, росту ботанических кадров, улучшению координации наших усилий по разработке важнейших проблем современной ботаники.

Постоянные научные контакты, обмен мнениями, взаимопосещения лабораторий, совместные исследования, дружеские советы стали традицией в отношениях между украинскими ботаниками и всеми ботаниками многонациональной советской державы. В эти дни, когда в Киев съехались на свой съезд ботаники со всех уголков Советского Союза, каждый из нас видит, что всех нас объединяют глубокие чувства дружбы, взаимопомощи и, я бы сказал, чувства семьи единой. В этом залог всех наших дальнейших успехов.

В этом докладе я остановлюсь на основных сторонах нашей работы, которые, как мне думается, отражают определенную специфику и особенности развития ботаники на Украине. Начну с организации ботанических исследований в республике.

Интересы научно-технического прогресса в целом, логика развития современной науки приводят нас все чаще и чаще к потребности подчинять структуру и организацию наших ботанических дисциплин конкретным целям и задачам наиболее перспективных научных направлений. При этом мы, конечно, сталкиваемся с таким явлением, как субъективное тяготение многих исследователей к освоенным методам и направлениям работы, и тем трудностям, которые возникают в связи с объективной потребностью в особенно значительной финансовой поддержке в случае перехода на новое направление. Разумеется, эти отрицательные явления и трудности приходится преодолевать.

Невозможность беспредельного увеличения штатов сотрудников и быстрый рост количества научных проблем вызывают необходимость повысить эффективность деятельности каждого сотрудника. Мы пытаемся достигнуть этого техническим перевооружением наших лабораторий, ускоренным развитием особенно перспективных идей и научных методов, совершенствованием самой организации научных исследований в соответствии с целями, которые мы ставим на данный период времени. Одним из наших принципов организации научных исследований является принцип ограниченного и целесообразного выбора направлений, поскольку нельзя и не нужно разви-

¹ Содержание доклада, зачитанного на V съезде Всесоюзного ботанического общества 5 сентября 1973 г.

вать все разделы ботаники в одной республике или в одном учреждении. Например, мы не имеем хороших специалистов и научного задела по анатомии, систематике ряда групп растений, общей морфологии, некоторым другим отраслям ботаники. Пусть эти отрасли развиваются в других ботанических учреждениях страны. Мы же хотим, чтобы каждое ботаническое учреждение республики имело свое лицо, было ведущим в тех направлениях, для развития которых имеются необходимые условия. К таким направлениям мы относим, например, флористическую микологию и лишенологию, систематику водорослей, альгологию, биохимию низших растений и некоторые другие.

В организации ботанических исследований мы стремимся улавливать общие тенденции их развития во всем мире. Все мы наблюдаем происходящий сейчас все более активный и плодотворный процесс математизации весьма значительного и быстро расширяющегося круга наук.

Закономерное развитие математизации наук ставит перед нами задачу, очень сложную для осуществления, но важную и крайне необходимую, — создать условия для проникновения и использования математических подходов и методов в систематике, экологии, других ботанических дисциплинах. Мы думаем начать с освоения различного рода методов статистического анализа. Позднее мы перейдем к методам математического описания зависимости между явлениями и характером протекания изучаемых процессов. И, наконец, высшим уровнем математизации ботаники будет освоение ею метода моделирования, базирующегося уже на познанных существующих закономерностях и свойствах и на достаточно развитом математическом аппарате языка ботаники. Надо сказать, что наша традиционная описательная ботаника обладает обилием накопленного ранее не унифицированного, плохо сопоставимого материала. Кроме того, мы имеем дело со специфическими процессами, которые развиваются под воздействием противоречивых и обычно разных по своей природе факторов. Это означает, что мы сталкиваемся с огромными трудностями на пути осуществления упомянутых выше этапов математизации. Однако уже теперь создаются ЭВМ, используемые также в целях информационно-логического анализа, и математики начинают думать о специальном языке для биологических целей.

На Украине уже кое-что сделано в направлении математизации ботанических исследований. В Институте гидробиологии АН УССР ботаники принимают участие в математическом моделировании гидробиологических процессов; в отделе альгологии Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР уже работают математики, которые создают основы для математических подходов в изучении внутривидовой систематики водорослей. Но этого, конечно, мало, и мы должны и дальше привлекать новых специалистов, организовывать группы и отделы математического моделирования.

Говоря об организации ботанических исследований на Украине, необходимо подчеркнуть, что за последние годы у нас создан целый ряд новых ботанических подразделений. В Днепропетровске уже шестой год плодотворно работает Ботанический сад АН УССР, который возглавил Е. Н. Кондратюк. Во Львове создано несколько отделов, разрабатывающих важные вопросы биогеоценологии и экспериментальной морфологии. Там успешно работают такие ученые, как А. С. Лазаренко, К. А. Малиновский, М. А. Голубец, М. С. Стойко. В Институте ботаники им. Н. Г. Холодного созданы отдел цитологии и несколько групп по отдельным вопросам экологии и прикладной ботаники, в Центральном республиканском ботаническом саду — отдел экологии.

К сожалению, имеют место и отрицательные моменты. Так, в Харьковском университете самостоятельная кафедра низших растений слилась с кафедрой высших растений, что снизило возможности подготовки соответствующих кадров и развитие некоторых направлений ботаники низших растений. Однако в целом мы наблюдаем положительную тенденцию создания новых подразделений по различным наиболее важным на современном этапе отраслям ботаники.

Теперь я остановлюсь на некоторых важнейших результатах ботанических исследований в республике.

В настоящее время на Украине по различным проблемам ботаники работают: Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР, Институт микробиологии и вирусологии им. Д. К. Заболотного АН УССР, Центральный республиканский ботанический сад АН УССР, Львовский природоведческий музей АН УССР, Институт биологии южных морей им. Ковалевского АН УССР, Институт гидробиологии АН УССР, кафедры ботаники девяти университетов, девяти педагогических институтов, трех сельскохозяйственных институтов, Украинская сельскохозяйственная академия и другие отраслевые институты сельскохозяйственного направления.

Научно-исследовательские работы, ведущиеся в перечисленных учреждениях, уже дали ощутимые результаты как в виде важных теоретических положений, так и в виде ценных практических рекомендаций для нужд народного хозяйства нашей республики.

В области изучения низших растений завершены интересные и важные работы по монографической обработке некоторых систематических групп водорослей, например исследование морфологии, систематики, географического распространения и перспектив практического использования рода *Dunaliella* Teod. Работа выполнена на популяционном уровне с применением методов вариационной статистики. Моно-

графическая обработка желто-зеленых водорослей проводится в Харьковском университете, там же идет изучение флоры малых рек в связи с их санитарным состоянием. Альгологи Одесского университета уделяют большое внимание эколого-флористическому изучению водорослей-макрофитов в фитоценозах морских акваторий Украины (Черное и Азовское моря), ими также проведено изучение харовых водорослей, засоряющих рисовые поля Херсонщины и Крыма.

Микологические объекты также не оставлены без внимания украинскими ботаниками. Закончено монографическое описание водных гифомицетов Украины, сумчатых и несовершенных грибов, разработаны критико-систематические критерии для выделения родов и видов в границах порядка *Agaricales*. Болетусовые грибы подробно изучаются в Полтавском педагогическом институте. Нельзя не отметить работы Н. Н. Пидопличко и В. И. Билай по пеницилловым и почвенным грибам УССР. Ботаники Украины широко ведут исследования по использованию водорослей для очистки сточных вод. Помимо лабораторных исследований, работы ведутся непосредственно на промышленных предприятиях. Проблема «цветения» воды в водоемах Украины является очень важной, поэтому в настоящее время большое внимание уделено изучению видового состава водорослей-возбудителей цветения, их биохимических связей с внешней средой. Ведутся также работы по составлению определителей водорослей и грибов. Отмечу, что развитию гидробиотаники мы во многом обязаны известному альгологу и гидробиологу А. В. Топачевскому и альгологу-физиологу Л. А. Сиренко.

В области изучения лишайников усилия лихенологов Украины, во главе с А. Н. Окснером, были направлены на составление отдельных выпусков издания «Определитель лишайников СССР», а также на изучение эколого-физиологических особенностей лишайников. Был изучен ряд семейств лишайников для третьего тома «Лишайников Украины».

По мохообразным дан критический список мхов Украинских Карпат, включающий 660 видов, рассмотрены их генетические связи, составлены карты распространения видов; монографически обработано семейство брахитецевых. На высоком методическом уровне ведутся актуальные работы по клеточной дифференциации мхов, разрабатываются вопросы экспериментального контроля морфогенеза листовых мхов, морфологии и генетической структуры их видовых популяций.

Во Львовском университете начато изучение популяционного состава карпатских рододендронников в зависимости от фитоценологических условий. Дендрофлора Украины, ее пути и методы обогащения и практического использования изучаются ботаниками Киевского университета под руководством А. Л. Лыпы. В Харьковском университете Ю. И. Прокудин со своими коллегами успешно разрабатывает вопросы биосистематики и экспериментальной морфологии, особенно злаков.

Киевскими и львовскими ботаниками проводится изучение природного растительного покрова, в основном в таких направлениях: биоценологическая продуктивность растительных сообществ отдельных природных зон УССР; факторы, определяющие их состав и структуру; закономерности географии, формирования и истории растительного покрова. Эти исследования, как стационарные, так и маршрутные, широко ведутся в различных природных зонах Украины. Изучено экологическое и химическое взаимодействие растений в степных и лесных фитоценозах, установлены закономерности построения, взаимораспределения, взаимодействия и аллелопатической активности корневых систем. Выяснен видовой состав автотрофных и гетеротрофных компонентов наиболее распространенных в Карпатах луговых, кустарниковых и лесных биогеоценозов, вертикальная и горизонтальная их структура, исследованы различные экологические факторы, влияющие на продуктивность биогеоценозов. Определена первичная продуктивность, ее структура, распределение по различным трофическим уровням, а также взаимосвязи и взаимовлияния между компонентами биогеоценозов, что важно для понимания функционирования природных экосистем. Эти достижения принадлежат нашим львовским ботаникам и физиологам и геоботаникам Центрального республиканского ботанического сада и Института ботаники АН УССР.

Изучение лугов Закарпатья позволило ужгородским ботаникам, возглавляемым В. И. Комендаром, сделать вывод о вторичном их происхождении на месте дубовых лесов. Радиологические исследования древесных растений в естественных и искусственных фитоценозах правобережной лесостепи Украины проводятся ботаниками Черкасского педагогического института.

В Днепропетровском университете успешно разрабатываются теоретические вопросы степного лесоведения с использованием типологии А. Л. Бельгарда, результаты этих исследований имеют большое значение для насаждения лесов в степной зоне и ухода за ними.

Нельзя не отметить исследования в различных областях ботаники, которые проводятся нашими ботаническими садами, где работали и работают такие известные ботаники, как А. И. Соколовский, С. С. Харкевич, А. М. Гродзинский и др.

Учеными Донецкого ботанического сада и Криворожского педагогического института изучен и обобщен опыт озеленения терриконов, рекультивации рудничных отвалов. Конечно, немало сделано и ботаниками других учреждений, на работах которых я не имею возможности здесь остановиться.

Выдающийся вклад в развитие ботаники в республике и подготовку квалифицированных кадров внес Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР. Его учеными — Д. К. Зеровым, Г. И. Билыком, Е. М. Брадис, М. В. Клоковым, М. И. Котовым, А. С. Лазаренко, Я. С. Модзлевским, А. Н. Окснером и многими другими — соз-

даны капитальные, широко известные за пределами республики труды. Сотрудниками Института подготовлены: 12-томная «Флора УССР», 2-томная «Флора лишайников УССР», «Флора печеночных и сфагновых мхов Украины», 3-томная «Растительность УССР», 5-томный «Определитель грибов Украины» и др. Трудно переоценить значение этих работ, явившихся первыми наиболее полными сводками наших знаний о растительном мире республики, в основу которых положен многолетний кропотливый труд порою нескольких научных поколений.

Нельзя не отметить также огромную работу коллектива нашего Института по организации и созданию великолепного гербария — основы всех наших систематических и флористико-генетических исследований, и энергичную работу, проведенную по строительству уникального, пожалуй, лучшего в СССР и Европе Ботанического музея.

Больших успехов мы достигли в области цитозембриологических исследований. В центре внимания эмбриологов — теоретические вопросы изучения особенностей эмбриологии различных систематических групп, поиски путей к решению задачи преодоления несовместимости в процессе отдаленной гибридизации хозяйственно-ценных растений.

Две государственные премии — СССР и УССР, — которыми удостоены наиболее выдающиеся из этих работ Института, являются заслуженной наградой и всеобщим признанием научных достижений наших ботаников.

Ботаники Украины гордятся тем, что Институт ботаники им. Н. Г. Холодного, центральное ботаническое учреждение республики, награжден Почетной грамотой Президиума Верховного Совета УССР и Юбилейной Ленинской грамотой.

Известно, что колыбелью исследований в области физиологии растений на Украине был Институт ботаники АН УССР. Здесь успешно развили свою работу корифеи нашей науки на Украине Н. Г. Холодный, Е. П. Вотчал, В. Н. Любименко; на базе отделов и лабораторий Института вырастали известные исследовательские школы и научные учреждения. Из недр Ботанического института вышел и наш Институт физиологии растений АН УССР. С деятельностью последнего связано развитие физиологии и биохимии растений на Украине в последнюю четверть века. В лабораториях нового Института под руководством известных украинских фитофизиологов П. А. Власюка, А. С. Оканенко, Л. К. Островской, А. М. Гродзинского, А. В. Манорика и других сформировались сильные научные коллективы, обеспечивающие развитие важнейших направлений физиологии растений, каковы: микроэлементы в физиологии и биохимии растений, физиология корневого и внекорневого питания, физиолого-биохимические основы взаимодействия растений и микроорганизмов, биологическая фиксация азота, физиология влияния комплексных удобрений на растения, физиология и биохимия роста растений, биофизика и радиобиология растений, физиология устойчивости растительного организма к неблагоприятным условиям среды, биохимия, физиология и экология фотосинтеза.

Необходимо упомянуть также крупные достижения фитофизиологов Института ботаники им. Н. Г. Холодного в исследовании физиолого-биохимических основ роста, физиологии корня, коррелятивных взаимоотношений между органами растений.

Несмотря на то что цитологические исследования на Украине развернулись сравнительно недавно, в этой области также достигнуты значительные успехи в изучении субмикроскопической и цитохимической организации растительной клетки и ее функциональных систем.

Значительное внимание в украинских ботанических учреждениях постоянно уделяется вопросам прикладной ботаники. Созданы новые высокопродуктивные сорта ценных сельскохозяйственных растений, открыт новый богатый источник каротина — водоросль *Dunaliella salina*, предложены и успешно внедряются перспективные методы доочистки сточных вод промышленных предприятий с помощью водорослей, а также метод массового выращивания водорослей и использование их для интенсификации животноводства. На основе результатов ботанических исследований составлены многочисленные рекомендации для работников сельского и лесного хозяйства, мелиорации и водного хозяйства, изданы ценные практические пособия и руководства. В настоящее время получают развитие исследования по разработке новых эффективных способов промышленного культивирования низших растений для нужд биологических производств, а также по созданию теоретических основ регуляции роста растений.

Наконец, нельзя не упомянуть о той все возрастающей роли всего комплекса ботанических исследований, которую призвана сыграть ботаника в решении проблемы, приобретающей в наше время глобальное значение и формулируемой как проблема «Человек и биосфера». Поэтому вопросы рационального использования и воссоздания естественных ресурсов, разработки научных основ охраны и преобразования природы с целью улучшения естественной среды, окружающей человека, неизменно находятся в центре внимания украинских ботаников.

Оценивая достижения украинских ботаников и их деятельность на современном этапе развития, мы должны подчеркнуть ту характерную особенность этой работы, что глубокие теоретические исследования они проводят на высоком научном уровне, заботясь о применении наряду с классическими методиками новых методов — электронно-микроскопических, биохимических, эколого-физиологических, математических методов изучения растительных организмов, об оснащении лабораторий приборами, позволяющими проникать в тончайшее строение и функции клеток, тканей и целостного организма растений. В этом можно убедиться, посетив наши лаборатории и экспериментальные базы.

Перехожу к наиболее важному, с моей точки зрения, разделу этого сообщения. Каков завтрашний день украинской ботаники? Каковы перспективы развития ботанических исследований в нашей республике?

В первую очередь следует указать на стремление украинских ботаников обеспечить такое развитие систематики высших и низших растений в учреждениях республики, которое соответствовало бы тенденциям и генеральной линии в развитии мировой ботаники, обеспечить переход к более глубокому изучению эволюционных и филогенетических проблем, изучению структуры вида, микроморфологии внутривидовых единиц, сравнительной кариологии в разных группах организмов, исследованию структурных изменений хромосом в природных популяциях, первичной структуры белков у разных видов растений. Мы, конечно, понимаем, что такой широкий подход к изучению разных аспектов биологической систематики потребует от нас много забот, связанных с подготовкой кадров и внедрением вычислительной техники для сохранения, поиска и анализа огромных массивов информации.

Первоочередную задачу в развитии систематики мы видим в пропаганде ее возрастающей роли среди других дисциплин и поощрении ее прогрессивных направлений, в частности математического, молекулярно-биологического и кариологического. Мы также ставим перед университетами задачу обеспечить подготовку таких систематиков, которые бы были хорошо знакомы не только с классической систематикой, с ее широкой морфологической и эволюционной основой, но и с цитогенетической, химической и «математической» систематикой.

Перспективными планами развития ботаники в нашей республике предусматривается подробное изучение таксономического состава флоры Украины и закономерностей ее географического распространения как в целом, так и отдельных составляющих ее локальных флор, и разработка на этой основе детального флористического районирования. Отсюда вытекает необходимость монографического изучения отдельных таксонов, составление флор и определителей союзного, республиканского и регионального масштабов, разработка диагностики признаков и определительных таблиц.

В плане флорогенетических исследований предполагается решение вопросов возникновения и дальнейшего развития флоры Украины и сопредельных территорий, что позволит отразить современное состояние и распространение флор как результат закономерного исторического развития.

Фитоэкологическое направление ставит своей целью раскрытие общих закономерностей процессов биологической дифференциации в растительном мире. В связи с этим будет продолжаться углубленное изучение биологических рас и других биологических отдельностей, объективно существующих в природе. Это предполагает детальную разработку типологии географических рас, видовых групп и родов.

В плане флористико-систематических работ в области низших растений предстоит большая и важная по ее значению работа по завершению серии определителей пресноводных водорослей, по составлению «Флор» наиболее изученных на территории УССР групп водорослей, созданию капитальной многотомной «Флоры грибов Украины», работа над которой уже началась. Наши микологи планируют также создание такого определителя грибов западных районов СССР, которыми могли бы пользоваться все ботаники, работающие в европейской части страны.

Дальнейшее развитие получат работы по критическому пересмотру объема многих видов, таксонов более высокого ранга и по разработке проблем вида, видообразования и теории системы. Для решения этих вопросов будут проводиться углубленные исследования закономерностей морфологической изменчивости представителей высших и низших растений разных систематических групп на популяционном, организменном, клеточном и субклеточном уровнях.

Большая работа предстоит по выяснению кардинальных проблем филогении основных линий развития и изучения макроэволюции высших и низших растений. Основой развития этих исследований должны стать тонкое морфолого-систематическое изучение этих организмов с помощью новейшей электронно-микроскопической техники, выяснение особенностей их морфогенеза, а также возможный палеоботанический анализ.

Прогрессирующее влияние человека на природу вызывает необходимость изучения жизни растений в макронаправлениях, т. е. на уровне структуры и динамики группировок животных и растений. Изучение комплекса взаимосвязей в природных группировках требует разработки не только новых способов полевых исследований, но и методов экспериментального и математического моделирования. К большому сожалению, я должен отметить, что в применении упомянутых методов мы, украинские ботаники, пока отстаем от наших коллег, работающих в Российской Федерации и в Прибалтике. Наша задача — преодолеть это отставание и обеспечить изучение структуры и взаимодействия в фитоценозах и в биогеоценозах тонкими аналитическими методами, широко внедряя методы экспериментального и математического моделирования. Это позволит нам прогнозировать биологическую продукцию разных территорий и планировать использование ее без подрыва природных ресурсов Земли.

В ближайшие 10—15 лет наши геоботаники основное внимание будут уделять дальнейшей разработке теоретических аспектов в изучении фитоценозов, вопросам выделения и классификации растительных сообществ как основного компонента биогеоценоза, а также изучению их структуры и динамики. Дальнейшее усовершенствование должны получить принципы и методы картографирования растительного покрова, типологии и ботанико-географического районирования.

Кроме развития теоретических вопросов общей фитоценологии, большое внимание будет уделено развитию таких частных разделов геоботаники, как лесоведение, луговое, болотоведение. Значительное внимание будет сосредоточено на работах по прогнозированию развития растительного покрова республики в долгосрочной перспективе.

В области палеоботаники, в отличие от современных работ, направленных на изучение растительности неогена и четвертичного периода на территории Украины, в будущем исследования будут расширены и на поздний палеоген.

Ботаники Украины ставят на одно из центральных мест вопросы охраны природы. Здесь, с одной стороны, предусматривается разработка научных основ сохранения и воспроизведения растительного мира, с другой — непосредственное активное вмешательство в дело охраны природы. Предусматривается составление практических рекомендаций по распространению режима заповедности на отдельные территории, взятию под охрану редких и исчезающих видов растений, по усилению водоохранного и противозерозийного влияния растительного покрова и т. д.

Одной из проблем первостепенной важности является изучение роли водорослей как компонентов водных экосистем в процессах самоочищения водной среды, а также выяснение их взаимоотношений с другими организмами. На основе высокоактивных штаммов водорослей и бактерий, обладающих высокой ферментативной активностью и способностью к инактивации и изъятию из сточных вод токсичных компонентов, будут создаваться для практики биохимической очистки сточных вод искусственные ассоциации микроорганизмов, отличающихся хорошими симбиотическими и очищающими воду свойствами.

Киевский и Донецкий ботанические сады и дендропарки Академии наук УССР будут разрабатывать теоретические и прикладные вопросы ботанического ресурсо-ведения, парковедения и формирования культурных ландшафтов, физиологического и биохимического взаимодействия растений в естественных и культурных биоценозах, восстановления нарушенных промышленностью ландшафтов и борьбы с вредителями и болезнями интродуцируемых растений.

В поле зрения наших ботанических садов будут также аспекты общей теории взаимодействия природы и общества, разработка научных основ создания новых антропогенных ландшафтов, интродукции растений и моделирования устойчивых фитоценозов в условиях промышленной среды, изучение физиолого-биохимического влияния промышленного загрязнения на растения и повышение их санитарно-гигиенической функции, вопросы использования растений для борьбы с промышленным загрязнением биосферы, вопросы озеленения промышленных районов.

Одной из тенденций развития отечественной ботаники является перемещение центра внимания на экспериментальные разделы науки. Эта тенденция начала проявляться, начиная с 40-х годов и далее сохраняется и все более быстро развивается благодаря неуклонному процессу модернизации и техническому перевооружению ботанических лабораторий и возникновению принципиально новых подходов к изучению живой материи. Доказательством справедливости этого положения является тот факт, что еще на VIII Всемирном ботаническом конгрессе (1954 г.) доклады по экспериментальной ботанике численно превосходили доклады по описательным разделам ботаники, а позднее влияние экспериментальной ботаники на сферу научных интересов нашей науки все более углублялось и расширялось. Программа последнего, XI конгресса, вся его работа, мои личные впечатления и беседы с его участниками показывают, что перелом, назревавший в ботанике, по существу произошел. Из девяти направлений, обсуждавшихся на конгрессе, в 5—6 мы находим ботанические исследования, основанные на применении методов биохимии, физиологии, структурного анализа, генетики и экологии, а в таких направлениях, как систематическая ботаника, возникли проблемы биологической систематики с использованием опять-таки упомянутых дисциплин.

Физиолого-биохимические и цитогенетические подходы успешно применяются сегодня в микологии, альгологии и других отраслях ботаники. Широкое использование химических и физиологических методов исследования, настойчивое проникновение экспериментальных подходов буквально во все разделы ботаники вызвали расширение их возможностей в изучении объектов исследования. Сейчас трудно и даже почти невозможно разделить ботанику на описательную и экспериментальную.

Применение новых подходов в изучении живой материи вызывает огромный подъем в изучении таких капитальных проблем биологии, как проблема вида, эволюции, функционирования саморегулирующихся и самоорганизующихся систем растительных и животных группировок. Нужно сказать, что в ботанических учреждениях нашей республики новые методы очень медленно проникают в морфолого-систематические отрасли ботаники даже в тех случаях, когда описательные и экспериментальные отделы (лаборатории) объединены в одну организацию, как это имеет место, например, в Институте ботаники им. Н. Г. Холодного Академии наук УССР. В этом институте, наряду с отделами систематики и географии высших растений, геоботаники, низших растений, работают отделы биохимии, физиологии, цитологии, эмбриологии, но те и другие еще не смогли как следует организовать действительно комплексные исследования проблем систематики или фитоценологии общими усилиями. К сожалению, наши систематики, морфологи, биогеографы, фитоценологи не всегда идут

навстречу новым возможностям, которые открывает перед ними физиолого-биохимическое направление ботаники. С другой стороны, эти последние также не всегда ориентируются на сближение со смежными науками, которые изучают жизнь на более высоком уровне ее организации, хотя лишь эти науки могут правильно определить место и значение живой материи в жизни клетки и целого организма. Одной из самых характерных тенденций развития ботаники, как и всей биологии, является постепенное стирание грани между смежными дисциплинами на основании общности их интересов и взаимопроникновения методов и идей. Этим и объясняются наши, не всегда, впрочем, удачные попытки комплектовать коллектив лабораторий из работников разных специальностей, правильная координация усилий которых позволяет быстрее и глубже решать отдельные проблемы и вопросы.

Прогресс биологической науки в значительной мере будет обеспечиваться разработкой комплексных направлений, что позволит всесторонне познать жизнь на разных уровнях ее организации. Одним из ведущих направлений в работе ботанических учреждений республики в этом плане будет комплексная разработка закономерностей роста и развития организмов, питания, фотосинтеза и биофизики роста. В основе индивидуального развития многоклеточных растительных и животных организмов лежат теснейшим образом взаимосвязанные процессы роста, клеточной репродукции и дифференциации. Поэтому в причинном познании онтогенеза особенно перспективна интеграция возможностей и идей физиологии, цитологии и эмбриологии. Техническая революция в методах исследования этих наук позволит в предстоящее десятилетие развернуть комплексное изучение биологии развития растений на клеточном, тканевом и органном уровне для создания общей теории онтогенеза растительных организмов.

Ботанические учреждения республики будут разрабатывать одну из важнейших проблем — проблему роста и развития растений — основу полного цикла жизни растительного организма. Важнейшей задачей в перспективе остается изучение взаимодействия органов в процессе роста растений. Особо следует подчеркнуть необходимость исследований, направленных на изучение растений на организменном уровне. Будет уделено много внимания таким физиологическим закономерностям, характеризующим процессы роста растений в их жизненном цикле, как рост клеток листа, их морфогенез и метаболизм в изолированных культурах.

Особое место должно занять изучение закономерностей клеточного размножения — основы роста тканей, органов и организма в целом. Предусмотрены исследования механизма взаимодействия ядра и цитоплазмы в жизненном цикле растительной клетки, выяснение приводимых в действие на клеточном уровне механизмов регуляции пролиферативных процессов, определение факторов и условий, детерминирующих подготовку клетки к делению, исследование динамики структурных изменений клеточных органоидов и их мембран в интерфазе.

Будут продолжены традиционные для Украины исследования фитогормональной регуляции роста растений. Центральное место займут работы по структурным и физиологическим изменениям на основных этапах онтогенеза, в частности исследования трансформации и метаболизма вегетативной и генеративной меристем стеблевых апексов однолетних и многолетних растений с целью установления физиологических и структурных изменений в клетках.

Предстоит много сделать в области физиологии и морфологии полового процесса. Будет изучаться специфика физиологических различий между мужскими и женскими элементами цветка и их взаимодействие при опылении и оплодотворении. Принципиальное значение получают исследования универсальных закономерностей процесса оплодотворения, функциональной морфологии гамет и зигот в норме и патологии. Существенно важным становится выяснение структурной и биохимической специфики при самоопылении, перекрестном опылении, гибридизации, апомиксисе.

Будут усилены поиски новых методов преодоления нескрещиваемости при гибридизации, стерильности при самоопылении перекрестно опыляемых сортов и получение искусственного партеногенеза с помощью обработки цветков специфическими препаратами.

Естественно, что многих разделов физиологии, биохимии и цитологии растений не удалось коснуться в данном сообщении, больше внимания уделялось тем разделам современной ботаники, которым оргкомитет съезда отдал предпочтение в программе нашей работы. Это не означает, однако, что разделы структурной, функциональной и метаболической ботаники имеют меньшее теоретическое и практическое значение. Просто все проблемы нельзя обсудить в столь короткое время. Поэтому не все разделы ботаники нашли одинаково полное отражение и в настоящем докладе. Я думаю, что следующий съезд Ботанического общества обязательно должен будет уделить больше внимания вопросам анатомии, цитологии, физиологии, эмбриологии, интродукции, акклиматизации и некоторым другим разделам нашей науки.

Можем ли мы справиться с намеченными выше задачами, стоящими перед украинскими ботаниками? Думаю, что сможем. И вот почему. Мы располагаем хорошими кадрами. Сейчас на Украине в области ботаники работают 1173 человека, из них докторов 97, кандидатов — 532. У нас 310 кандидатов и докторов находятся в возрасте до 50 лет, что указывает на правильное сочетание старшего и младшего поколений и обеспечивает успешное развитие ботаники и в отдаленной перспективе. У нас есть талантливая и способная молодежь. Улучшается материальная база наших работ, предусмотрено строительство новых лабораторных корпусов, приобретение новейшего оборудования. Таким образом, мы весьма оптимистично смотрим на перспективу развития советской украинской ботаники.

Вместе с тем мы хорошо помним, что у нас немало недостатков, трудностей, слабых мест. Назову только основные из них. Мы, конечно, не можем быть удовлетворены в полной мере состоянием теоретической ботаники; на этом пути предстоит еще много сделать, особенно в области отвлеченных чисто абстрактных проблем и идей, молекулярно-биологических и морфогенетических аспектов систематики и некоторых других. Правда, не лучше обстоит дело и в других республиках, но это не только не успокаивает нас, но еще больше огорчает и тревожит. Плохо обстоят дела с профессорско-преподавательскими кадрами по ботанике в университетах и особенно в педагогических институтах. Нет хороших учебников. Низкий уровень научных исследований на некоторых кафедрах, особенно в пединститутах и сельхозинститутах. Вместе с тем наблюдается некоторый сдвиг к лучшему. На пути к коренному улучшению стоит кафедра низших растений Киевского университета. Подготовлен ряд докторов и кандидатов в области флористики и геоботаники. Появились свежие силы, талантливые молодые исследователи микологи и альгологи. И все же самой трудной для решения остается проблема кадров, от которой всегда зависит дальнейшая судьба любой науки. При этом нам нужны не просто кадры, а современные, прекрасно подготовленные специалисты.

Ни у кого не может быть сомнения в том, что для формирования современного ботаника требуется иная, гораздо более обширная подготовка, чем имевшая место в былые времена. Нынешний ботаник должен владеть современными методами химического, физического и математического анализа, уметь применять другие точные науки для решения проблем биологии, которая также становится точной наукой. Заниматься этими фундаментальными направлениями в ботанике могут лишь хорошо подготовленные специалисты с профессиональным уровнем знаний соответствующих разделов биологии, математики, физики, химии. Ботаника, как и вся биология, изучает внутреннюю и внешнюю организацию наиболее сложной формы существования материи — жизни. Методы и подходы ботаники тоже наиболее сложные. Овладение ими требует высокой квалификации и глубоких знаний в различных отраслях естествознания. Подготовка кадров, которые могут следить за научными событиями, происходящими в соответствующих отраслях фундаментальных знаний, и способных творчески использовать для решения ботанических проблем достижения других теоретических наук, — важная задача, решение которой обеспечит прогресс и торжество тех новых положительных тенденций, которые характерны для современной ботаники.

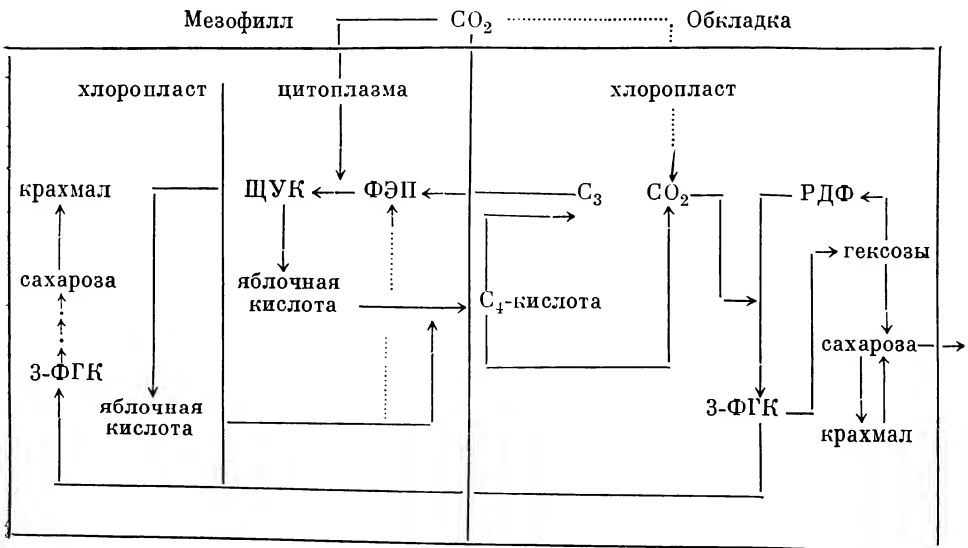
Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного
Академии наук Украинской ССР,
г. Киев.

Получено 4 X 1973.

ИСПРАВЛЕНИЕ

В схеме на стр. 129 в статье И. М. Магомедова «Фотосинтез и метаболизм углерода у растений с циклом дикарбоновых кислот», опубликованной в № 1 «Ботанического журнала» за 1974 г., обнаружены ошибки. Ниже приводится исправленная схема.

Возможные реакции, участвующие в образовании и превращении яблочной кислоты в двух типах клеток листа *Zea mays*



ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ «БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА»

Редакция Ботанического журнала просит авторов при направлении статей в печать руководствоваться изложенными ниже правилами.

1. Статьи, являющиеся результатом работы, проведенной в учреждениях, должны иметь направление от соответствующих учреждений.

К печати принимаются только статьи, содержащие не опубликованные ранее новые фактические данные или теоретические выводы.

В конце статьи должно быть указано полное название учреждения или лаборатории, в которых выполнена работа, а также фамилия заведующего лабораторией, представляющего статью.

Статьи членов Всесоюзного ботанического общества печатаются в первую очередь.

2. Статьи должны быть технически вполне подготовлены к печати и литературно обработаны, не должны превышать 25 стр. на машинке, а объем сообщений — 15 стр. на машинке. В этот объем входят литература и рисунки.

3. В Редакцию должны быть представлены два экземпляра рукописи, подписанные автором (первый и второй машинописные экземпляры), напечатанные через два интервала.

При перепечатке на пишущей машинке следует:

а) на машинке ничего не подбивать черточками или точками; выделения курсива, разрядки и т. п. делаются от руки в карандаше;

б) римские цифры I, II, III и др. подчеркивать сверху и снизу для отличия от арабской «1» и букв «П» и «Ш»;

в) обозначения сносок делать цифрами (не звездочками) и ставить их после знаков препинания;

г) в десятичных дробях ставить точки после целых чисел, точку же как знак умножения ставить на среднюю линию;

д) если цифры даются столбцами, то при повторении их не ставить кавычек, а повторять цифры;

4. Латинские названия растений, формулы и условные обозначения должны быть написаны на машинке, в виде исключения допускается написание от руки библиотечным почерком темными чернилами или тушью.

5. Необходимо отмечать в сомнительных случаях строчные буквы двумя черточками сверху, а прописные двумя черточками снизу (например: О — прописная буква, о — строчная буква, 0 — ноль) и пояснять на полях все особые значки, а также буквы греческого и других алфавитов; греческие слова и буквы, четко вписанные библиотечным почерком, должны быть окружены красным карандашом, латинские слова и буквы окружаются синим карандашом.

6. Названия учреждений при первом упоминании их в тексте даются полностью и сразу же в скобках дается общепринятое сокращение названия по первым буквам (в случае, если это название повторяется в дальнейшем тексте); во всех последующих повторных упоминаниях дается сокращенное название учреждений. Пример: «Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН)», повторно: «БИН», «в лабораториях БИНа» и т. д.

7. Ссылки на литературу в тексте даются в такой форме: 1) в случае, когда фамилия автора дана в тексте: «... указывал еще В. Л. Комаров (1909)» и 2) в случае, когда фамилия автора не дана в тексте: «... как прежде указывалось (Комаров, 1909)» или в случае указания страницы: «(Комаров, 1909 : 8—11)». Для иностранных работ «... указывал еще Энглер (Engler, 1909)» и «... как прежде указывалось (Engler, 1909 : 8—11)». Перенумерование работ в списке литературы и ссылки на них в тексте условными номерами не допускаются.

Названия цитируемых работ в тексте или в подстрочных сносках, как правило, не приводятся. При точной цитации литературных источников, даваемой в кавычках, указание цитируемых страниц обязательно.

8. Список литературы печатается на машинке с отдельного листа и дается под заголовком «Литература». В списке должны быть опущены чисто библиографические данные — указание на число страниц, иллюстрации, на стоимость издания; место издания и издательство указываются только в меру необходимости.

Литература в списке располагается так: 1) сначала приводится русская литература (в русском алфавите), затем иностранная (в латинском алфавите); 2) инициалы автора ставятся после фамилии, если же есть соавторы, то их инициалы ставятся перед фамилией; пример: Иванов П. П., А. И. Жуков и Л. П. Петров; 3) если приводится несколько работ одного и того же автора, то фамилия и инициалы каждый раз повторяются, а не заменяются кавычками, тире или словами «Он же»; 4) после фамилии перед инициалами запятая не ставится; 5) если приводятся несколько работ одного автора, опубликованных в одном и том же году, то в списке литературы и в текстовых ссылках на список рядом с годом надо ставить буквы в алфавитном порядке; например (1905а, б); при повторных упоминаниях в тексте того же автора инициалы опускаются (повторно инициалы даются только при фамилиях авторов-однофамильцев).

Произведения русских авторов, опубликованные на иностранных языках, включаются в русский алфавит, причем перед иностранным написанием фамилии автора приводятся в круглых скобках фамилия и инициалы этого автора в русском написании: пример (Максимович К. И.) *Maximovicz C. I.* (1859), . . .

Для журнальных статей последовательно приводятся: фамилия автора, инициалы (если автор не один, то у соавтора приводятся вначале инициалы, затем фамилия), год (в круглых скобках), заглавие статьи, название журнала, номер тома и выпуска (цифрами, без слов «том», «выпуск»).

Для книг приводятся: фамилия и инициалы автора, год (в скобках) и полное название книги.

Диссертационные не опубликованные работы приводятся в списке с указанием места хранения рукописи и обозначением «дисс».

9. Все таблицы (текстовые) должны иметь заголовки и (если их больше одной) порядковую нумерацию, которая ставится над заголовками таблицы (например: Таблица 2). В соответствующих местах текста должны быть сделаны ссылки на каждую таблицу, в скобках слово «таблица» сокращается, например: (табл. 2). Текст таблиц должен быть напечатан без сокращения слов через 2 переката на машинке; содержание таблиц не должно дублировать текст.

Необходима самая тщательная проверка цифр и подсчетов, даваемых в таблицах и в тексте (итоги, проценты и т. п.). Таблицы должны быть по возможности более компактными, не превышать в наборе размера печатной страницы. Нумерация граф дается только в случае необходимости, — если есть ссылки в тексте на номера граф.

10. Фотоснимки (для тоновых клише) представляются в двух экземплярах. Фотоснимки должны быть отпечатаны на гладкой (не сатирированной) бумаге, с накатом. Формат иллюстраций должен быть таким, чтобы при воспроизведении их не требовалось уменьшения более чем в 3 раза.

Иллюстрации вкладываются в отдельный конверт, приклеивание их к тексту недопустимо. На оборотной стороне каждой иллюстрации должны быть указаны простым мягким карандашом (без продавливания): а) фамилия автора, б) название статьи, в) порядковый номер рисунка, г) верх и низ.

Нумерация ведется в порядке упоминания рисунков в тексте, после упоминания рисунка в тексте (сокращенно: рис. 1, рис. 2 в круглых скобках или в общем контексте); на поле рукописи делается разметка расстановки рисунков (рис. 1, рис. 2 и т. д.).

Все условные обозначения, имеющиеся на рисунке, должны быть объяснены в подписи к рисунку или в тексте, рисунок должен быть по возможности разгружен от надписей. Выделения легенд ботанических и других карт, кривые графиков и т. п. нумеруются всегда справа или обозначаются буквами, и содержание этих обозначений раскрывается в подписи к рисунку или в тексте; в подписи к рисунку указывается, что дается на оси абсцисс и что на оси ординат.

В тексте ссылки на условные обозначения рисунков выделяются курсивом, например: «показано нами на кривой (рис. 2, 4) или (рис. 3, 6)».

Подписи к рисункам и картам должны быть напечатаны на пишущей машинке на отдельном листе и помещены в конце статьи, вслед за списком литературы.

11. Авторы оригинальных и дискуссионных статей должны представлять к печати резюме. В резюме должны быть указаны фамилия автора и название статьи. Желательно текст резюме (на русском языке) сопровождать переводом на английский (или немецкий, французский) язык. Размер резюме не должен превышать 5—10 строк машинописи.

В текст статьи включается аннотация, помещенная после заглавия. Размер аннотации определяется объемом статьи, но не должен превышать 15 строк на машинке.

Редакция сохраняет за собой право делать необходимые исправления, сокращения и дополнения. Рукописи, литературно не обработанные, возвращаются авторам для доработки.

12. Все статьи, за исключением хроникальных и рецензий, следует представлять с рефератами. В заголовке реферата должно быть указано: название статьи, инициалы и фамилия автора, название журнала, в котором публикуется данная статья («Ботанический журнал»). В конце реферата должна быть приведена библиография (количество названий) и указано число рисунков. Размер реферата не должен превышать 1 стр. машинописного текста. Реферат надо представлять в двух экземплярах.

13. Редакция посылает автору одну корректуру, которая должна быть проверена, подписана автором к печати и срочно выслана обратно в Редакцию. Изменения и дополнения в тексте корректуры не допускаются, должны быть исправлены только

ошибки и опечатки. Неполучение от автора корректуры или несвоевременное получение ее не приостанавливает печатание статьи.

14. При рукописи должны быть указаны: точный адрес, фамилия, имя и отчество автора, его специальность, звание. Если статья содержит впервые публикуемые данные исследований, то к рукописи должен быть приложен акт экспертизы и разрешение на опубликование от директора или учреждения, в котором работа была выполнена. Сокращения по первым буквам допускаются только для широкоизвестных учреждений (БИН АН СССР, ВИР, ЛГУ, МОИП).

15. Редакция посылает автору бесплатно 25 авторских оттисков статьи. Гонорар выплачивается только за работы, опубликованные в разделе «Критика и библиография».

Р е д а к ц и я

June, 1974

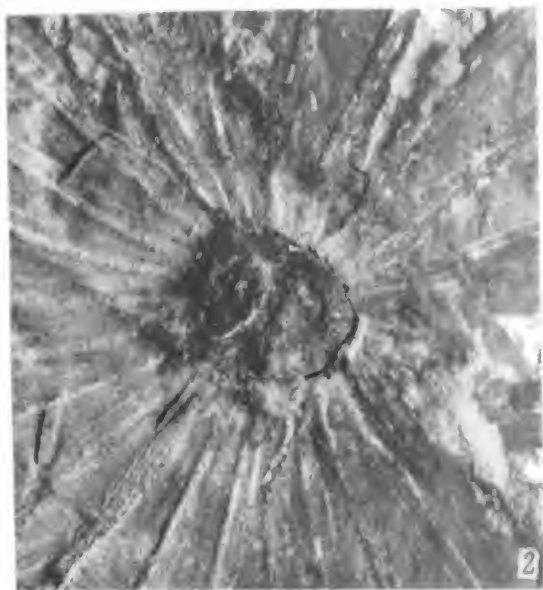
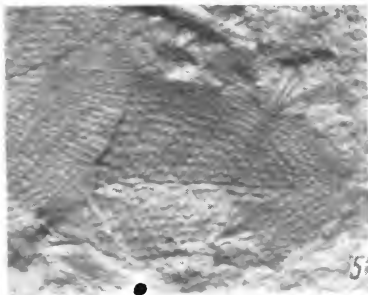
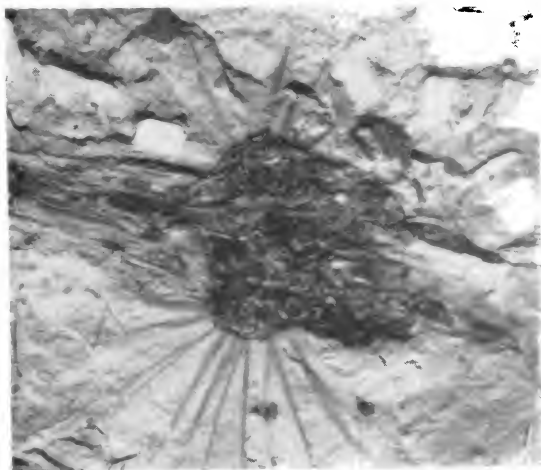
BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U. S. S. R.

C O N T E N T S

	Page
A. T. Rakhmanina. The reserves of overground and underground phytomass in typical communities of East-European forest-tundra	777
N. V. Kozlovskaa. Floristic division into districts of Belorussia	795
I. M. Menizkaya and D. F. Prozenko. On the state of pigmentary apparatus of blue-green algae (<i>Cyanophyta</i>)	805
METHODS OF BOTANICAL RESEARCH	815
N. F. Khramtsova. A statistic method of determination of grass coenoses bioproductivity. (815). — I. V. Vaynagiy. On the method of studying seed productivity of plants. (826).	
NEW TAXA	832
V. P. Botschantzev. New species of the genus <i>Salsola</i> L. from Iran. (832).	
REPORTS	833
B. Sherbaev. Materials on the flora of the Beltau relict elevation (Eastern Karakalpakia). (833). — M. S. Boch and V. T. Tsaryova. On the flora of the Indigirka river lower reaches (within the limits of tundra zone). (839). — I. D. Kildyushevsky and G. V. Zheleznova. On the bryoflora of Komi A. S. S. R. (849). — S. G. Zhilin and N. S. Snigirevskaya. A unique locality of <i>Nelumbo</i> Adans. from the Aquitanian of the West Kazakhstan. (858). — V. I. Buyankin. The distribution of <i>Amaranthus albus</i> L. (<i>Amaranthaceae</i>) in the U. S. S. R. (864). — V. M. Kosykh and V. M. Bogachuk. The new species for the flora of Crimea — <i>Impatiens nolitangere</i> L. (<i>Balsaminaceae</i>). (866). — M. A. Protsenko. The peas mycorrhiza ultrastructure. (868). — M. Z. Luneva, V. A. Poddubnaya-Arnoldi and Kh. Kh. Dzhaliilova. Morphological and cytoembryological investigations of some species and hybrids of <i>Nicotiana</i> . (874). — N. S. Vodopyanova and R. E. Krogulevich. The alpine flora in the environs of the Bogatyr lake (The Putorana plateau, the northern part of the Trans-Enissey River region). (883).	
SURVEY OF ARTICLES	895
A. I. Proschkina-Lavrenko. On the taxonomy of diatoms (<i>Bacillariophyta</i>). (895).	
REVIEWS	902
L. I. Malyshev. <i>D. A. Cadbury, J. G. Hawkes, R. C. Readett.</i> A Computer-Mapped Flora (A Study of the County of Warwickshire). (902).	
CHRONICLE	906
L. Yu. Budantsev. The Museum of the V. L. Komarov Botanical institute, Academy of Sciences of the U. S. S. R. (to the 150th anniversary of foundation). (906).	
IN THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY	915
K. M. Sytnik. The organization, main results and development perspectives of botanical researches in Ukraine. (915).	
Rules for the authors of the «Botanical Journal». (924).	

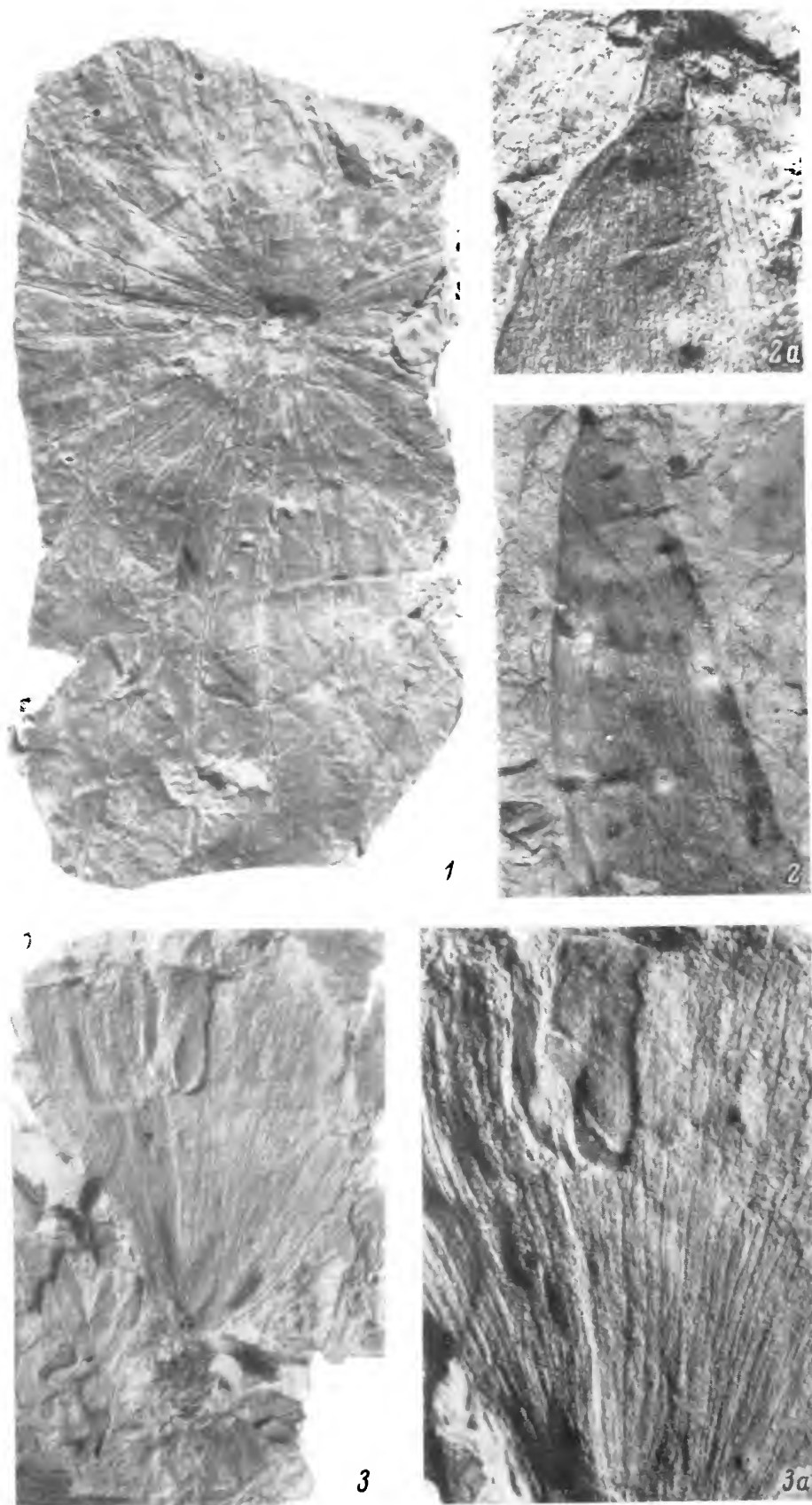
СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
А. Т. Рахманина. Запасы надземной и подземной фитомассы в типичных сообществах восточноевропейской лесотундры	777
Н. В. Козловская. К флористическому районированию Белоруссии	795
И. М. Меницкая и Д. Ф. Проценко. К вопросу о состоянии пигментного аппарата синезеленых водорослей (<i>Cyanophyta</i>)	805
МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ	815
Н. Ф. Храмцова. Статистический метод определения биопродуктивности травяных ценозов. (815). — И. В. Вайнагий. О методике изучения семенной продуктивности растений. (826).	
НОВЫЕ ТАКСОНЫ	832
В. П. Бочанцев. Новый вид рода <i>Salsola</i> L. из Ирана. (832).	
СООБЩЕНИЯ	833
Б. Шербаев. Материалы к флоре останковой возвышенности Бельтау (Восточная Каракалпакия). (833). — М. С. Боч и В. Т. Царева. К флоре низовьев р. Индигирки (в пределах тундровой зоны). (839). — И. Д. Кильдюшевский и Г. В. Железнова. К бриофлоре Коми АССР. (849). — С. Г. Жилин и Н. С. Смигиревская. Уникальное местонахождение <i>Nelumbo</i> Adans в аквитанских отложениях Западного Казахстана. (858). — В. И. Буянкин. Распространение <i>Amaranthus albus</i> L. (<i>Amaranthaceae</i>) в СССР. (864). — В. М. Косых и В. М. Богачук. Новый вид для флоры Крыма — <i>Impatiens noli-tangere</i> L. (<i>Balsaminaceae</i>). (866). — М. А. Проценко. Ультраструктура микоризы гороха. (866). — М. З. Лунева, В. А. Поддубная-Арнольди и Х. Х. Джалилова. Морфологическое и цитозембриологическое исследование некоторых видов и гибридов <i>Nicotiana</i> . (874). — Н. С. Водопьянова и Р. Е. Кругулевич. Гольцовая флора окрестностей озера Богатырь (плато Путорана, Заенисейский север). (883).	
ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ	895
А. И. Прошкина-Лавренко. О таксономии диатомовых водорослей (<i>Bacillariophyta</i>). (895).	
КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ	902
Л. И. Малышев. Д. А. Кэббэри, Дж. Г. Хокс, Р. К. Ридет. Закартированная компьютером флора (исследование графства Уорикшир). 1971. (902).	
ХРОНИКА	906
Л. Ю. Буданцев. Музей Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (к 150-летию со дня основания). (906).	
ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ	915
К. М. Сытник. Организация, основные результаты и перспективы развития ботанических исследований на Украине. (915).	
Правила для авторов «Ботанического журнала»	924



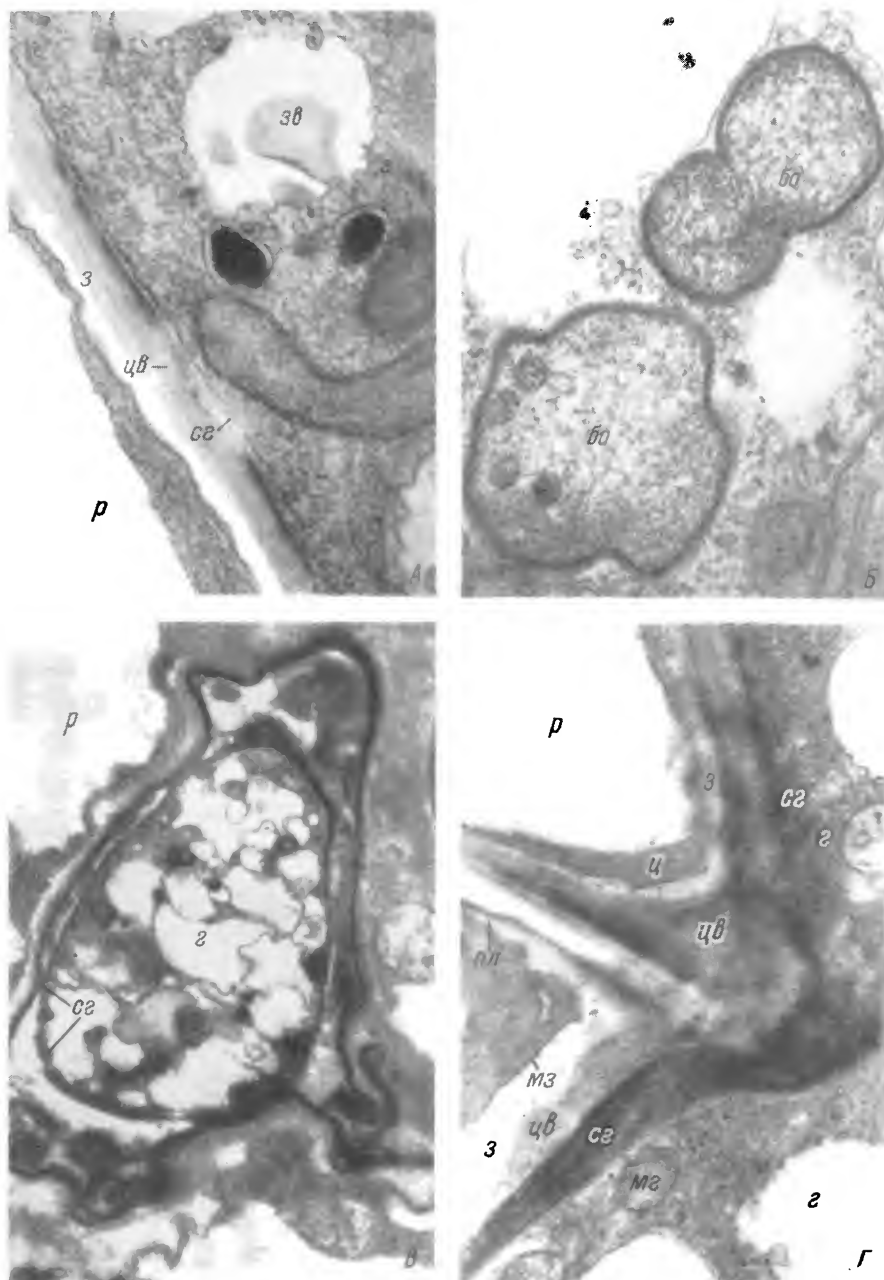
Т а б л и ц а I. К ст. С. Г. Жилина и Н. С. Снигиревской, стр. 861

1 — *Nelumbo protospeciosa* Sap., отпечаток корневища в области узла (видны многочисленные корни). Натур. вел.; 2 — *N. protospeciosa* Sap., отпечаток верхней поверхности листа с «устьичным пятном», $\times 2$; 3 — *N. protospeciosa* Sap., отпечаток края листа, $\times 2$; 4, 4a — *N. protospeciosa* Sap., отпечаток листочка околоцветника, 4 — натур. вел., 4a — $\times 4$; 5 — *Salvinia mildeana* Goerr., отпечаток листьев, $\times 2$. Все образцы хранятся в лаборатории палеоботаники БИН АН СССР.



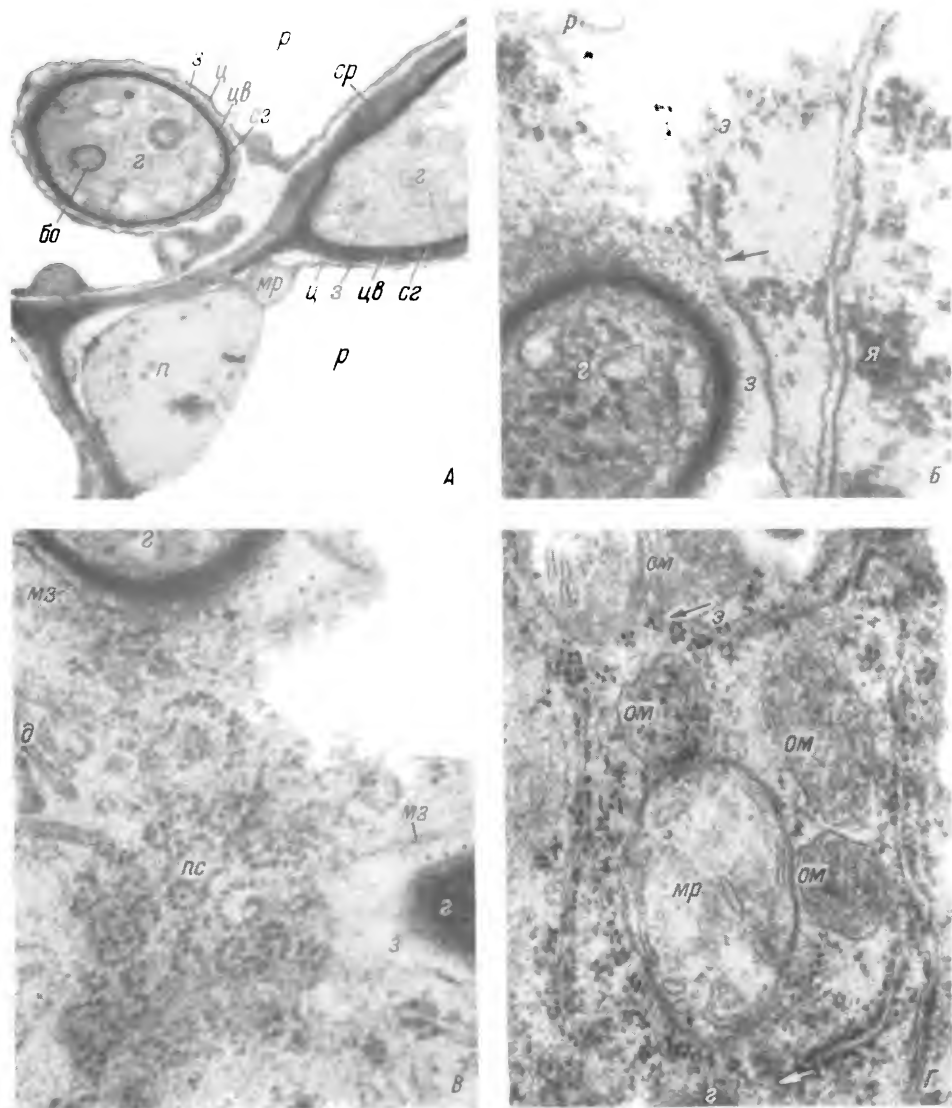
Т а б л и ц а II. К стр. 861

1 — *Nelumbo protospeciosa* Sap., неполный отпечаток верхней поверхности стоячего листа (видно воронковидное углубление в центре пластинки), уменьш. 2; 2, 2a — *N. protospeciosa* Sap., отпечаток верхней части подводного листа с параллельным жилкованием, 2 — натур. вел., 2a — $\times 2$; 3, 3a — *N. protospeciosa* Sap., отпечаток плода, 3 — натур. вел., 3a — $\times 4$. Все образцы хранятся в лаборатории палеоботаники БИН АН СССР.



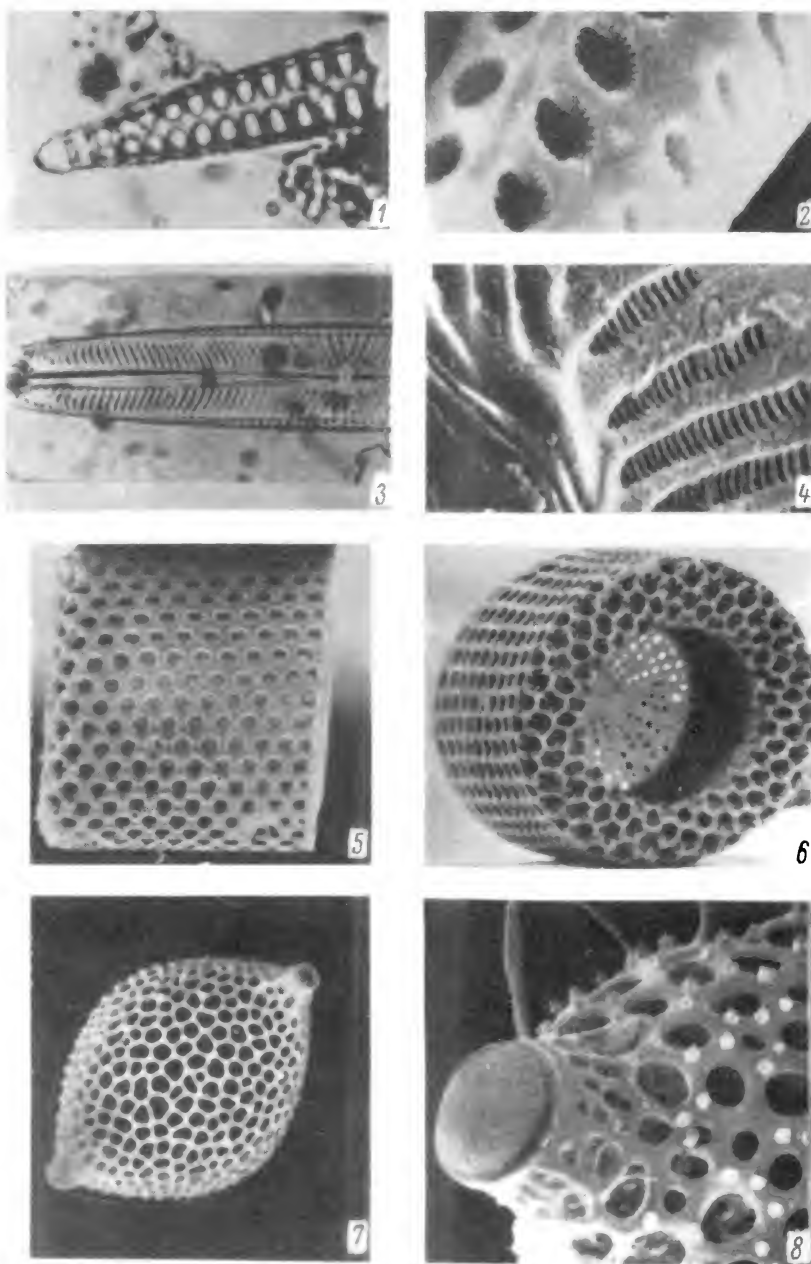
Т а б л и ц а II

А — «пигментные гранулы» в гифе гриба, $\times 31\,900$; Б — «бактериеподобный организм» в гифе гриба. $\times 45\,600$; В — гифа с двумя клеточными стенками, «гифа в гифе», $\times 16\,700$; Г — место проникновения гифы через стенку клетки, $\times 31\,900$.



Т а б л и ц а III

А — неразветвленные гифы в клетках наружных слоев коры корня, $\times 14\,000$; **Б** — место слияния мембраны эндоплазматической сети с зоной вокруг гифы (указано стрелкой), $\times 45\,600$; **В** — полисомы в клетке корня, $\times 31\,900$; **Г** — органеллы с одинарной мембраной в зараженной клетке корня (стрелками указаны места слияния эндоплазматической сети с мембраной органеллы и мембраной зоны, окружающей гифу, $\times 36\,600$).



Т а б л и ц а I

1, 2 — *Sceptraoneis gemmata* Grun. (морской вид, ранний эоцен, Лимфьорд, Дания): 1 — структура створки, $\times 3000$, СМ; 2 — ультраструктура створки и ее загиба, $\times 6250$, СЭМ; 3, 4 — *Navicula oblonga* Kütz. (пресноводный вид, плейстоцен, солоноватоводная лагуна, Швеция): 3 — структура створки, $\times 1500$, СМ; 4 — ультраструктура штрихов и средней части шва на внутренней поверхности створки, $\times 6200$, СЭМ; 5, 6 — *Annelus californicus* Tempre (морской вид, средний миоцен, Калифорния): 5 — половина панциря, вид с плоска, $\times 1000$, СЭМ; 6 — половина панциря, повернутая на 63° по часовой стрелке при наклоне 85° , видна часть наружной поверхности панциря и часть внутренней поверхности створки, $\times 1000$, СЭМ; 7, 8 — *Biddulphia reticulata* Ror. (морской вид, современный, о. Четверг, Австралия): 7 — створка, вид сверху, $\times 750$, СЭМ; 8 — конец створки с выростом, камерами, порами и шипиками, $\times 3500$, СЭМ. 1, 2 — из Miller (1969, pl. 11, 1, 3); 3, 4 — Ibid. (pl. 21, 1—3); 5, 6 — из Wornardt (1970a, pl. I, 4, 5); 7, 8 — из Ross, a. Sims (1971, pl. 4, 5, 6). 2, 4 — Scanning reflexion electron microscope «Cambridge Stereoscan Mk IIa»; 5—8 — «Cambridg Instrument CO Stereoscan Electron Microscope», 20 kv.

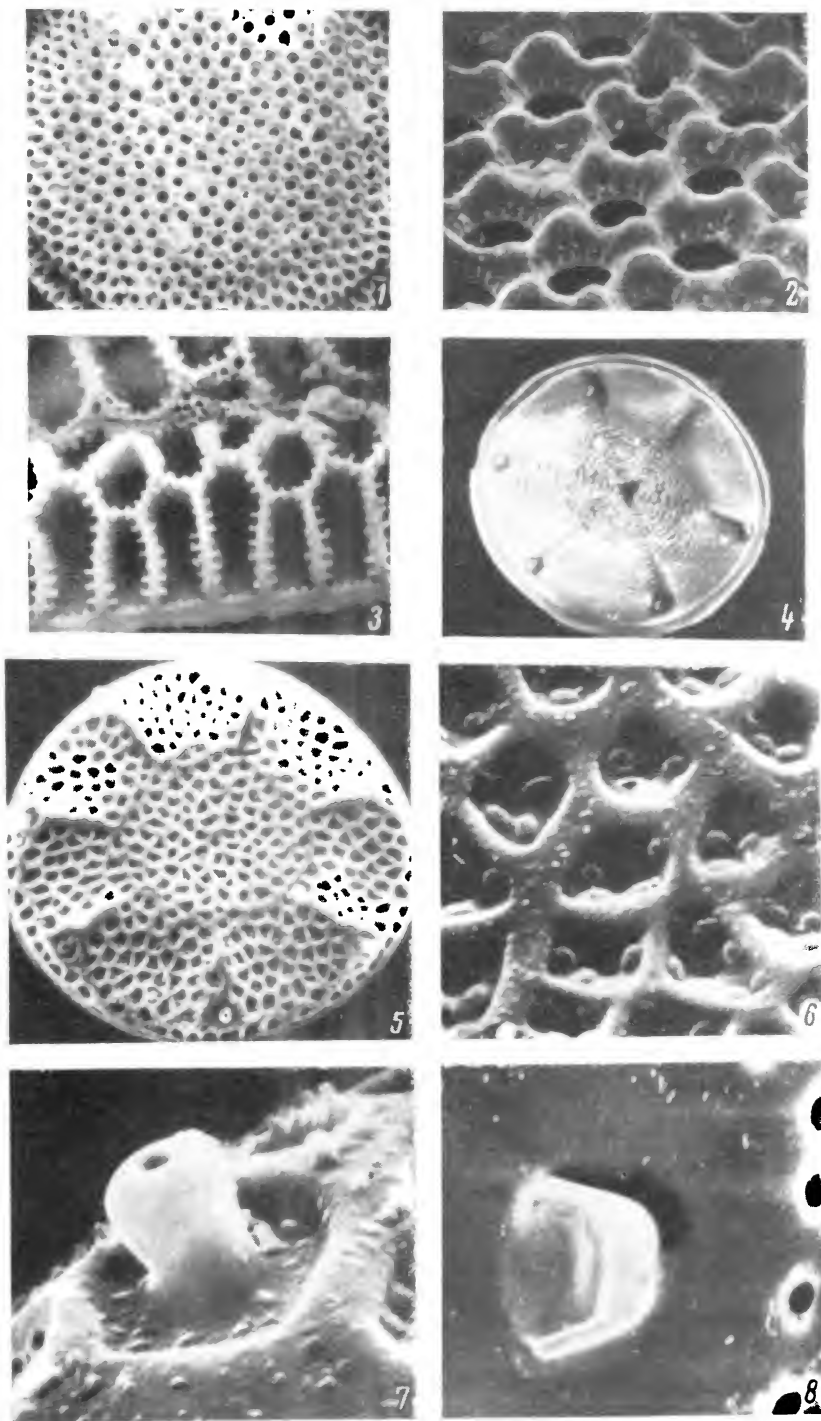


Таблица II.

1—3 — *Cocconodiscus marginatus* Ehrh. (морской вид, поздний миоцен, Калифорния): 1 — структура створки, вид сверху, $\times 1000$, СЭМ; 2 — ультраструктура диска створки (в косом положении) $\times 5000$, СЭМ; 3 — ультраструктура края створки и ее загиба, $\times 5000$, СЭМ; 4—8 — *Aulacodiscus grevilleanus* Norn. ex Grev. = *A. grunowii* Cl. (морской вид, миоц. В. Венгрия): 4 — структура створки с внутренней стороны панциря, $\times 300$, СЭМ; 5 — структура створки с наружной поверхности, $\times 300$, СЭМ; 6 — ультраструктура наружной поверхности створки, $\times 2000$, СЭМ; 7 — вырост на поверхности створки, $\times 3700$; 8 — внутренняя поверхность створки, $\times 6000$, СЭМ. 1—3 из Wornardt, 1971, fig. 2, 3; 4—8 из Moss a. Sims. (1970, pl. 12, 65, 66, 67, 68, 69). Использован «Cambridge Instrument Co. Scanning Electron Microscope», 20 kv.

*Адрес редакции «Ботанического журнала»:
199164, Ленинград, Менделеевская лин., д. 1
Ленинградское отделение издательства «Наука»*

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*.
Корректоры *Н. И. Журавлева* и *Г. И. Суворова*

Сдано в набор 6/III 1974 г. Подписано к печати 21/IV 1974 г. Формат бумаги 70×108³/₁₆.
Печ. л. 9¹/₂ + 3 вкл. (3³/₈ печ. л.) = 14,82 усл. печ. л. 1-е изд. л. 16.07. Тип. зак. 1007.

М-08394. Тираж 2664

1-я тип. издательства «Наука», 199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

1 р. 50 к.

**Индекс
70056**